

ŠUMARSKI FAKULTET SVEUČILIŠTA U ZAGREBU

ŠUMARSKI ODSJEK

SVEUČILIŠNI DIPLOMSKI STUDIJ

URBANO ŠUMARSTVO, ZAŠTITA PRIRODE I OKOLIŠA

IVAN ŠAFRANIĆ

**UNUTARVRSSNA DIFERENCIJACIJA HRASTA LUŽNJAKA
(*Quercus robur* L.) S OBZIROM NA RAZLIČITU VLAŽNOST
STANIŠTA**

DIPLOMSKI RAD

ZAGREB, 2017.

ŠUMARSKI FAKULTET SVEUČILIŠTA U ZAGREBU

ŠUMARSKI ODSJEK

UNUTARVRNSNA DIFERENCIJACIJA HRASTA LUŽNJAKA (*Quercus robur* L.) S OBZIROM NA RAZLIČITU VLAŽNOST STANIŠTA

DIPLOMSKI RAD

Diplomski studij: Urbano šumarstvo, zaštita prirode i okoliša

Predmet: Metode biljne taksonomije

Ispitno povjerenstvo:

1. Izv. prof. dr. sc. Željko Škvorec
2. Prof. dr. sc. Jozo Franjić
3. Dr. sc. Krunoslav Sever

Student: Ivan Šafranić

JMBAG: 0068210376

Broj indeksa: 502/2014

Datum odobrenja teme: 20.04.2017.

Datum predaje rada: 12.9.2017.

Datum obrane rada: 22.09.2017.

Zagreb, 2017.

Dokumentacijska kartica

Naslov	Unutarvrсна diferencijacija hrasta lužnjaka (<i>Quercus robur</i> L.) s obzirom na različitu vlažnost staništa
Title	Infraspecific differentiation of common oak (<i>Quercus robur</i> L.) regarding different habitat moisture
Autor	Ivan Šafranić
Adresa autora	Jelenovac 46, 10 000 Zagreb
Mjesto izrade	Zagreb
Vrsta objave	Diplomski rad
Mentor	Izv. prof. dr. sc. Željko Škvorc
Izradu rada pomogao	Dr. sc. Krunoslav Sever
Godina objave	2017.
Obujam	37 str., 14 slika, 2 tablice + 41 navoda literature
Ključne riječi	<i>Quercus robur</i> , specijacija, vodni potencijal, suša, diferencijacija
Key words	<i>Quercus robur</i> , speciation, water potential, drought, differentiation
Sažetak	<p>Taksonomska i genetička struktura roda <i>Quercus</i> L. je predmet brojnih istraživanja zbog njegove velike varijabilnosti. Nakon zadnjeg ledenog doba, specijacija vrsta i diferencijacija unutarvršnih svojti kod europskih vrsta roda <i>Quercus</i> L., sekcije <i>Quercus</i> se odvija pod velikim utjecajem vlažnosti staništa. Cilj ovoga rada je utvrditi utjecaj različitog režima vlaženja na diferencijaciju europskih populacija hrasta lužnjaka (<i>Quercus robur</i> L.). Za utvrđivanje stupnja unutarvršne diferencijacije poslužiti će mjerenje opskrbljenosti biljaka vodom, iz šest različitih europskih provenijencija u pokusnom nasadu Hrvatskog šumarskog instituta, pomoću prijenosne komore za mjerenje vodnog potencijala.</p>

	<p style="text-align: center;">IZJAVA O IZVORNOSTI RADA</p>	OB ŠF 05 07
		Revizija: 1
		Datum: 28.6.2017.

„Izjavljujem da je moj *diplomski rad* izvorni rezultat mogega rada te da se u izradi istoga nisam *koristio* drugim izvorima osim onih koji su u njemu navedeni“.

vlastoručni potpis

Ivan Šafranić

U Zagrebu, 12.09.2017.



Ovim putem bih se htio zahvaliti svome mentoru, izv. prof. dr. sc. Željku Škvorcu na pomoći pri odabiru teme te svoj dobroj volji, utrošenom vremenu, strpljenju i razumijevanju koje je uložio prilikom pomoći izrade ovog rada.

Hvala izv. prof. dr. sc. Saši Bogdanu na pomoći i savjetima prilikom terenskog rada.

Također veliko hvala dr. sc. Krunoslavu Severu na ustupljenoj literaturi i pomoći prilikom obrade podataka.

Prof. dr. sc. Jozi Franjiću, nositelju ovog kolegija i drugih kolegija na ovom studiju, hvala što je probudio pažnju i ljubav, te nama studentima svojim specifičnim pristupom kroz predavanja i terenske nastave približio svijet biljaka i šumarsku struku.

Kolegama Vjeranu, Antonu, Josipu i Mateu, od srca hvala što su ove studentske dane učinili kraćima.

Ovaj rad posvećujem svojim roditeljima i sestri, koji su mi bili najveća podrška tijekom cijelog studiranja u svakom smislu.

Sadržaj:

POPIS SLIKA:	I
POPIS TABLICA:	II
1. UVOD.....	1
1.1. ROD <i>QUERCUS</i> L.....	1
1.2. HRAST LUŽNJAK (<i>QUERCUS ROBUR</i> L.)	4
1.2.1. TAKSONOMSKI POLOŽAJ I RASPROSTRANJENOST	4
1.2.2. MORFOLOŠKE ZNAČAJKE.....	6
1.2.3. EKOLOŠKE ZNAČAJKE	9
1.2.4. ŠUMSKE ZAJEDNICE U HRVATSKOJ	12
1.3. SPECIJACIJA	15
1.3.1. EKOLOŠKA IZOLACIJA.....	17
2. CILJ RADA.....	18
3. MATERIJALI I METODE	19
4. REZULTATI	24
5. RASPRAVA.....	29
5. ZAKLJUČAK	34
6. LITERATURA.....	35

POPIS SLIKA:

Slika 1. Rasprostranjenost hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.) u Europi

Slika 2. Muški cvat (rese) u sazrijevanju

Slika 3. Ženski cvat

Slika 4. Listovi u jesen

Slika 5. Plodovi na stapci

Slika 6. Šumske zajednice u Posavini u odnosu na mikoreljef, poplavnu i podzemnu vodu

Slika 7. Osnovni tipovi evolucije

Slika 8. Lokacije provenijencija (Italija, Hrvatska, Mađarska, Poljska, Litva, Estonija)

Slika 9. Pokusni nasad u rasadniku Hrvatskog šumarskog instituta. Uzorci u kontrolnom tretmanu (lijevo) i uzorci u sušnom tretmanu (desno)

Slika 10. Instrument za mjerenje vodnog potencijala Pressure Chamber Instrument Model 600 (PMS Instrument Company), a) instrument spojen na bocu pod tlakom, b) analogni mjerač i komora na instrumentu

Slika 11. Volumetrijski sadržaj vode u tlu (SWC [%]) u kontejnerima biljaka u kontrolnom tretmanu i kontejnerima biljaka u sušnom tretmanu svih šest provenijencija u sušnom periodu (1.4. - 21.7.) i periodu nakon suše (22.7. - 22.10.) tj. u fazi oporavka (R). Strelica označava ponovno zalijevanje 22.7.

Slika 12. (A) Volumetrijski sadržaj vode u tlu (SWC [%]) u kontejnerima biljaka u kontrolnom tretmanu i sušnom tretmanu 21.7. (B) Vodni potencijal (ψ) u lišću biljaka u kontrolnom tretmanu i sušnom tretmanu 21.7.

Slika 13. Vodni potencijal (ψ) u listovima na vrhuncu sušnog tretmana (21.7.), dan nakon ponovnog zalijevanja (22.7.) i osmi dan nakon zalijevanja (30.7.)

Slika 14. Kretanje vodnog potencijala (ψ) kroz mjesec u kontrolnom tretmanu (crne točke) i sušnom tretmanu (sivi trokuti) kod svih 6 provenijencija.

POPIS TABLICA:

Tablica 1. Konsenzusno filogenetsko stablo na temelju kloroplastnih i nrDNK ITS sekvenci za podrod *Quercus*

Tablica 2. Položaj i klimatska obilježja provenijencija

1. UVOD

1.1. ROD *QUERCUS* L.

Rod *Quercus* L. je s obzirom na rasprostranjenost i broj vrsta najznačajniji rod iz porodice bukvi (*Fagaceae*). Prema navodima različitih autora obuhvaća od 200 do 600 drvenastih vrsta drveća, rjeđe grmlja rasprostranjenih u umjerenom pojasu sjeverne hemisfere. Ovako velika razlika u broju vrsta rezultat je različitog shvaćanja taksona. Kod nekih autora su taksoni niži od vrste (podvrste, varijeteti i forme) dignuti na razinu vrste, dok neki autori mijenjaju status podrodova i sekcija pa tako nastaje više „rodova“ unutar roda *Quercus* L. (Franjić 1996).

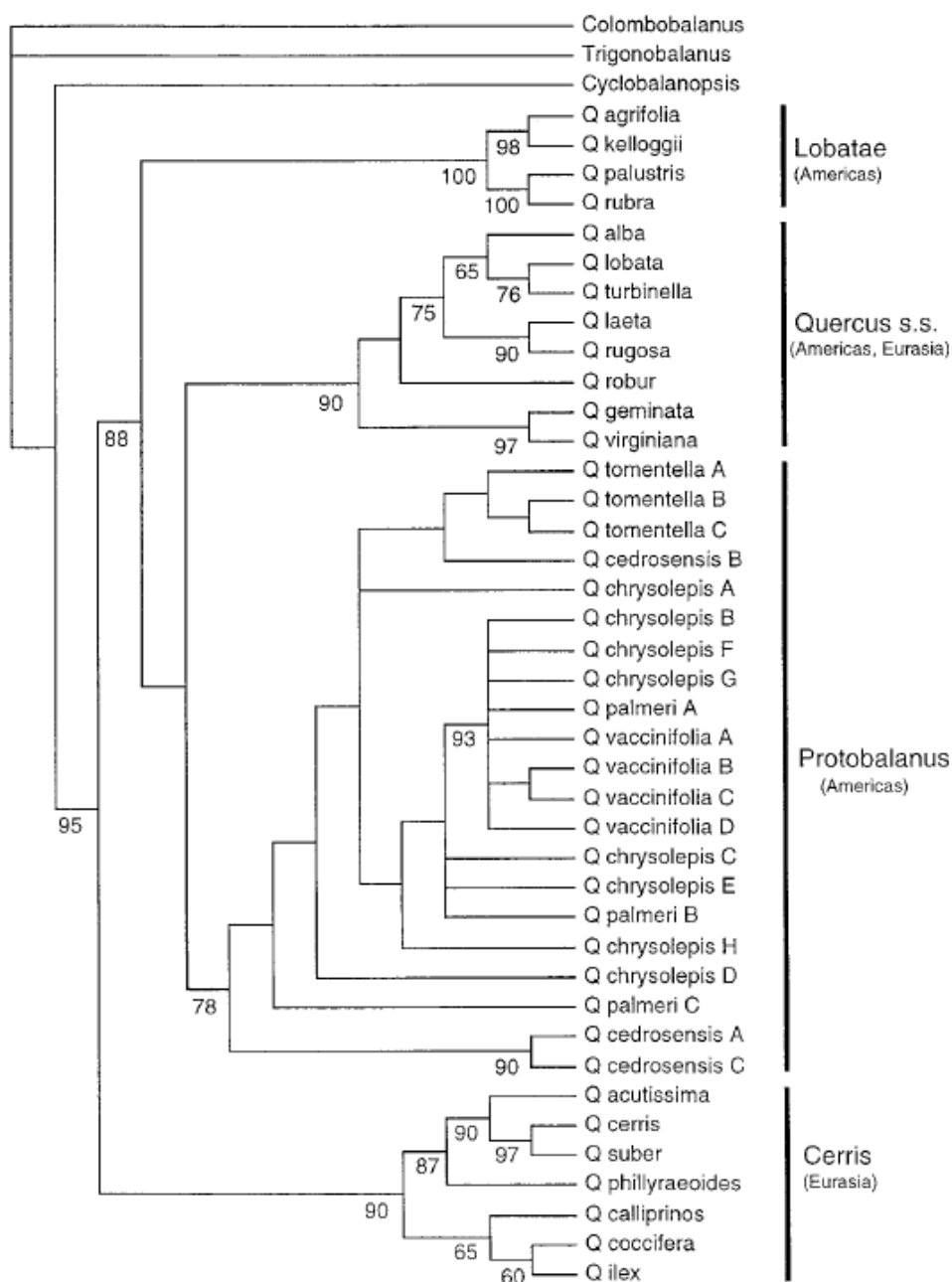
Prema uvažavajućem Tahtadžanovom sistemu (Takhtajan 1997) rod *Quercus* L. pripada carstvu *Plantae* (biljke) odjeljku *Magnoliophyta* (kritosjemenjače), razredu *Magnoliopsida* (dvosupnice), podrazredu *Hamamelididae*, redu *Fagales*, te porodici *Fagaceae* (bukve), koja sa svojih šest potporodica obuhvaća još 8-10 rodova (Ballian i Memšević Hodžić 2016). Osim hrastova još uključuje rod *Fagus* (bukve), rod *Castanea* (kesteni), rodove *Chysolepis*, *Castanopsis* i *Lythocarpus*, te tri monotipska tropska roda *Trigonobalanus*, *Formanodendron* i *Colombobalanus* (Nixon 2006).

Prema Trinajstić (1996) s obzirom na koncentraciju pojedinih skupina vrsta unutar roda *Quercus* razlikujemo sjevernoamerički, europsko-zapadnoazijski i istočnoazijski razvojni centar.

Najpoznatije podjele roda *Quercus* L: su napravili Schwarz (1936, 1964) i Camus (1938) dok su Manos i dr. (1999) na temelju kloroplastnog i jezgrinog genoma napravili novu klasifikaciju i tipifikaciju roda *Quercus* L. (Tablica 1.). Prema njoj se sekcija *Quercus* Nixon grupira sa sekcijom *Protobalanus*, a ta se skupina veže za sekciju *Lobatae* Loudon. Tako sekciji *Quercus* možemo smatrati najbližom sekciju američkih hrastova *Protobalanus*, dok skupinu euroazijskih hrastova (*cerris* i *ilex*) možemo smatrati udaljenom sekcijom. Prema Trinajstić (1987), Schwarz (1964) navodi u europskoj flori oko 28 autohtonih vrsta hrastova. U Sjevernoj Americi Nixon (2006) navodi oko 220 vrsta, 4 u Kanadi, 91 u SAD-u i oko 160 u Meksiku i srednjoj Americi, te u Aziji oko 150 vrstu.

U Hrvatskoj je rod *Quercus* L. zastupljen sa sedam autohtonih vrsta. Listopadne su *Quercus robur* L. (hrast lužnjak), *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. (hrast

kitnjak), *Quercus pubescens* Willd. (hrast medunac), *Quercus cerris* L. (cer), *Quercus frainetto* Ten. (sladun), te dvije vazdazelenne, *Quercus ilex* L. (crnika) i *Quercus coccifera* L. (oštrika). Neke od njih, kao što su lužnjak, kitnjak, medunac i crnika tvore ekonomski i socijalno vrlo značajne klimatogene zajednice dok ostale pridolaze u manje značajnim zajednicama ili pojedinačno. Od alohtonih vrsta se mogu naći *Q. alba*, *Q. suber*, *Q. palustris*, i *Q. rubra*.



Tablica 1. Konsenzusno filogenetsko stablo na temelju kloroplastnih i nrDNK ITS sekvenci za podrod *Quercus* (Manos i dr. 1999)

Rod *Quercus* L. se zbog svog velikog areala, različitih edafskih i hidroloških prilika pod kojima raste te nepotpune reproduktivne izolacije odlikuje vrlo izraženom morfološkom, genetskom i fiziološkom varijabilnošću. Franjić (1996) ističe da je varijabilnost i polimorfnost hrastova uvjetovana činjenicom da se praktički svi hrastovi međusobno križaju ako rastu jedni uz druge (u istoj populaciji) i ako postoji odgovarajuće stanište za preživljavanje križanaca. Širina varijabilnosti ovisi o populaciji, te je ona više izražena na individualnoj nego populacijskoj razini, te je genetska raznolikost značajno veća između stabala neke populacije nego između istraživanih populacija (Bogdan i dr. 2004). Za međusobno razlikovanje pojedinih vrsta i nižih taksona roda *Quercus* L. u prvom redu služe morfologija lista i ploda (Franjić 1996).

1.2. HRAST LUŽNJAK (*QUERCUS ROBUR* L.)

1.2.1. TAKSONOMSKI POLOŽAJ I RASPROSTRANJENOST

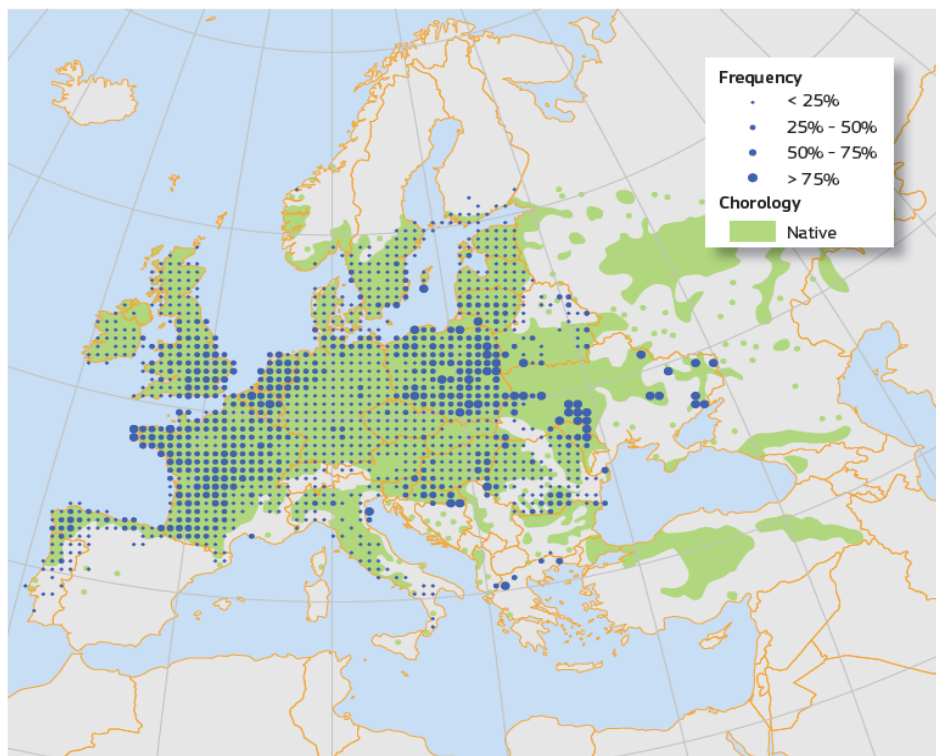
Hrast lužnjak (*Quercus robur* L.) je vrlo značajna autohtona europska i zapadnoazijska listopadna vrsta drveća koja ima veliko područje rasprostranjenosti. Rasprostranjen je od Atlantskog oceana (Engleske) na zapadu do Urala, Kavkaza i Kaspijskog jezera na istoku, na sjeveru od Škotske i Skandinavskog poluotoka te na jugu do sjeverne Afrike (Jovanović i Vukićević 1983) (Slika 1.).

Quercus robur L. (= *Q. pedunculata* Ehrh.; *Q. fructipendula* Schrank.; *Q. germanica* Lasch.) je na hrvatskom jeziku hrast lužnjak, lužnjak, dub, lužnik, stežej, gnjilec. Engleski naziv za hrast lužnjak je Pedunculate oak ili English oak, njemački Stiel-Eiche, francuski Chêne pédonculé, talijanski Quercia commune ili Famia (Franjić i Škvorc 2010).

Taksonomski hrast lužnjak (*Quercus robur* L.) pripada porodici *Fagaceae* A. Br. (= *Cupuliferae* L.C. Rich.), potporodici *Quercoidae* Ōrst., rodu *Quercus* L., podrodu *Quercus* (= *Lepidobalanus* /Endl./ Ōrst.), sekciji *Quercus* i seriji *Quercus* (Sever 2012).

Problematika sistematske i morfološke varijabilnosti u vezi s taksonomijom hrasta lužnjaka, u pogledu unutarvršne varijabilnosti i u pogledu nomenklature je veoma složena. Prema Ballian i Memšević Hodžić (2016), Linné (1753) je svrstao hrast lužnjak u rod *Quercus*, da bi ga Miller (1754) također svrstao u istu skupinu. Kasnije se u postlinejskom razdoblju, nakon detaljnijeg taksonomskog proučavanja unutar Linnéovog *Q. robur* razlikuju tri vrste: *Q. pedunculata* Ehrh., *Q. sessilis* Ehrh. (= *Q. sessiliflora* Salisb. 1796) i *Q. pubescens* Willd. (*Q. lanuginosa* Lam. 1799). U skladu s nomenklaturnim propisima Linnéovo ime *Q. robur* je zadržano za lužnjak. S obzirom na njegov široki areal, lužnjak je vrlo polimorfna vrsta. Kao što je uvedno spomenuto, varijabilnost morfoloških značajki hrasta lužnjaka je potencirana introgresivnom hibridizacijom do koje dolazi zbog nepotpune reproduktivne izolacije prema srodnim vrstama roda *Quercus* L. što vodi do složene unutrašnje taksonomske strukture (Franjić 1993). Za unutarvršnu razdiobu hrasta lužnjaka na niže taksonomske jedinice (podvrste, varijetete, forme) u prvom redu služi morfologija lista (dužina peteljke, dužina plojke, broj i dubina režnjeva itd.), te morfologija žira i kupule. Prema početku listanja, tj. vremenu cvjetanja su opisani taksoni var. *praecox* (rani) i var. *tardiflora* (kasni), te prema vremenu listanja var. *tardissima* koji kasnije započinje s listanjem

nego tipična podvrsta pa je manje izložen opasnosti od kasnih proljetnih mrazova. Problem kod njih je što ih je nemoguće prepoznati u lisnatom stanju te će kao takvi već pripasti nekom drugom taksonu (Trinajstić 1987). Poznat je i veliki broj hibrida lužnjaka s kitnjakom, cerom, meduncem i dubom (Trinajstić i Krstinić 1993).



Map 1-A: Plot distribution map (*Q. robur*).

Frequency of *Quercus robur* occurrences within the field observations as reported by the National Forest Inventories. The chorology of the native spatial range for *Q. robur* is derived after EUFORGEN⁴⁵.

Slika 1. Rasprostranjenost hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.) u Europi (Eaton i dr. 2016)

Hrast lužnjak je vrlo važno drvo u Republici Hrvatskoj, te je uz bitnu gospodarsku i ekološku ulogu zastupljen i cijenjen u hortikulturi. Opisan je veliki broj kultivara i ukrasnih formi koje su zastupljene po našim perivojima i parkovima. Neke od njih su 'Fastigiata' - valjkastog habitusa sa bočnim granama usmjerenim prema vrhu, 'Pendula' - široke krošnje sa visećim granama, 'Umbraculifera' - pravilno okruglaste krošnje, 'Pectinata' - jako duboko perasto urezano lišće, skoro do glavne žile te 'Atropurpurea' - spororastuća forma, malih i tamnoljubičastih listova (Jovanović i Vukićević 1983)

1.2.2. MORFOLOŠKE ZNAČAJKE

Hrast lužnjak je listopadno, 30-40 (-50) metara visoko stablo promjera do 2,5 (-6) metara, drvnom masom do 65 m³ i starosti do 2 000 godina (Franjić 1996). Krošnja je široka i razgranata sa krupnim, nepravilnim, koljenastim, kvrgavim i široko razmještenim granama. Duljina debla ovisi o sklopu. Stabla na osami imaju kratko i debelo deblo sa široko razvijenom ovalnom krošnjom, dok stabla u šumskom sklopu imaju dugačko, ravno deblo i slabije razvijenu krošnju. U mlađoj dobi razvija žilu srčanicu koja prodire preko 2 metra u tlo. Kasnije ona zaostaje u rastu (zbog plitkoće tla ili visoke razine podzemne vode može i ranije), i zamjenjuje ju bočno korjenje koje znatno raste u širinu na veliku udaljenost od debla, i djelomično prodire koso duboko u tlo. Korjenov sustav je snažno razvijen stoga su stabla otporna na vjetroizvale. Kora je na mladim stablima glatka, tamnosive boje te se oko 20-30 godine počinje uzdužno raspucavati. Sa starošću stabla postaje sve deblja i izbrazdana uzdužnim dubokim i poprečnim plicim brazdama, ljušti se u obliku malenih pločica (Franjić i Škvorc 2010).

Prema Idžojić (2005) mladi izbojci su bridasti, sjajni i goli, svjetlosmeđe boje posuti svjetlijim lencitelama te djelomično mogu biti pokriveni bjelkastim slojem epiderme. Prema Franjić (1996) postoje 4 tipa izbojaka: početkom vegetacijskog razdoblja stvaraju se kratki plodni, dugi plodni i proljetni neplodni izbojci, te u drugom dijelu vegetacijskog razdoblja ljetni ili neplodni izbojci. Kratki plodni izbojak najbolje pokazuje recentno stanje biljke i reproduktivnu zrelost pojedinog stabla. Dugi plodni izbojci u svome donjem dijelu nose listove nalik na litove svojih predaka, a proljetni neplodni izbojci nose listove iz juvenilne faze razvitka pojedinog stabla. Ljetni neplodni izbojci nose listove koji odražavaju vrlo stare filogenetske odnose. Kratki izbojci su iskrivljeni i mnogobrojni na starijim grančicama. Pupovi su jajasti, tupovrhi ili kratko ušiljeni, peterobridni, pokriveni većim brojem crvenkastosmeđih do svjetlosmeđih ljuski koje su raspoređene u nekoliko uzdužnih nizova. Spiralno su raspoređeni po izbojku dok je vršni pup veći ili jednako velik kao postrani, gusto okružen s više postranih pupova različite veličine. Ožiljak otpalog lista je srcast s različitim brojem (7-15) tragova provodnih snopića smještenih u tri skupine.

Listovi su skupljeni na vršnom dijelu izbojka na kratkim, debelim, golim, poluokruglim 2 - 10 mm dugačkim peteljka (Franjić i Škvorc 2010). Jednostavni su, 8 – 14 cm dugački, 4 – 7 cm široki, obrnuto jajasti do duguljasto obrnuto jajasti, najširi u gornjoj trećini, cijelog ruba i zaobljenog vrha. Osnova je uhorkasta ili srcasta asimetričnog oblika.

Rub plojke je perasto režnjast, sa svake strane od 3 – 6 zaobljenih režnjeva između kojih se nalaze zaobljeni ili tupi urezi. Vrlo rijetko je cijelog ruba. Nervatura je perasto mrežasta, s 5-7 žila drugog reda koje teku u vrhove režnjeva. Listovi su zeljasti, goli s golom peteljkom, odozgo tamnozeleni, odozdo svjetlozeleni do plavkastozeleni boje. U jesen lišće postaje žućkastosmeđe boje (Slika 4.) (Idžojić 2009).

Hrast lužnjak je jednodomna, anemofilna vrsta čiji su reproduktivni organi cvijet i plod kao i kod ostalih kritosjemenjaka. Cvjetovi su jednospolni i oprašuju se pomoću vjetra (anemofilija). Muški cvjetovi (Slika 2.) su smješteni na uskim 4-6 cm dugačkim, žutim, visećim resama, koje se u čupercima razvijaju neposredno prije listanja u pazušcima ljsaka pupova na osnovi ovogodišnjih izbojaka ili pojedinačno u pazušcima najdonjih mladih listova (Idžojić 2013). Sitni su i sjedeći, perigon je na osnovi srastao te je sastavljen od 5-8 žućkastozelenih, linearnolancetastih, u gornjem dijelu naglo ušiljenih listića i imaju 6-8 (5-12) prašnika s golim filamentom, dugim do 1 mm. Prašnice su linearnog oblika s dva lokula i otvaraju se longitudinalnom pukotinom (Sever 2012). Ženski cvjetovi su sitni i neuočljivi, javljaju se pojedinačno ili u skupinama do 5 cvjetova zajedno u sitnim, uspravnim klasovima na dugačkim stapkama, koji se nalaze u pazušcima listova u gornjem dijelu ovogodišnjih izbojaka. Svaki cvijet je obavijen dlakavom, čašolikom, ljuskastom kupulom iz koje vire samo crvene njuške (Slika 3.). Cvjeta u travnju i svibnju za vrijeme listanja, a plodovi dozrijevaju u rujnu i listopadu iste godine kada se odvijaju oprašivanje i oplodnja. Soliterna stabla cvjetaju nakon 20 godina, u sastojini nakon 30. ili 40. godine. Puni urod slijedi nakon godine slabog uroda ili godine u kojoj je urod izostao (Idžojić 2013). Plod je jednosjemeni orah, „žir“. Po obliku je duguljasto jajasti do valjkasti, 2 - 3 (-3,5) cm dugački i 1 - 1,5 (-2) cm široki. Smeđe je boje, u svježem stanju s uzdužnim tamnim prugama, a na osnovi ima svjetliji hilum. Dolazi pojedinačno ili do 5 zajedno na 3 - 6 (-16) dugačkoj, zajedničkoj stapci (Slika 5.) U donjoj četvrtini do trećini svoje dužine se nalaze u zdjelicaštoj kupuli koja je s vanjske strane gusto obrasla sitnim, 1 - 2 mm širokim, sivo dlakavim, čvrsto priklonjenim ljuskama koje su raspoređene poput crijepova na krovu. Žir je po masi, obliku i veličini vrlo varijabilan (Idžojić 2013). U 1 kg ima oko 250 - 300 žireva. Prilikom skupljanja treba imati na umu da prvi opada crvljiv žir. Poslije skupljanja se prosušuje, a prilikom sjetve za postizanje optimalnih rezultata se naklijava. Klijavost (60 - 70 %) traje do pola godine. Rasprostranjuje se endozoohorijom, zbog velikog broja sisavaca i ptica koji se njime prehranjuju (Sever 2012)

Drvo hrasta lužnjaka, „slavonska hrastovina“, svjetski je poznato i cijenjeno drvo od pojave njegovih proizvoda na europskom tržištu početkom prošlog stoljeća. Sinonim je

otpornosti i čvrstoće. Drvo je fino, tvrdo, podjednako uskih pravilnih godova, zlatnožute boje, čvrsto, teško, trajno i lako za obradu (Franjić i Škvorc 2010). Prvoklasno je tehničko drvo za građevinarstvo, upotrebljava se u brodogradnji, građevinskom stolarstvu, stolarstvu za pokućstvo; za izradu namještaja, bačvi, željezničkih pragova, furnira, parketa, elisa za avione, razni stupovi, kolje, kao ogrjevno drvo, rudničko drvo, drvo za pougljavanje, taninsko drvo itd.



Slika 2. Muški cvat (rese) u sazrijevanju (Eaton i dr. 2016)



Slika 3. Ženski cvat
Izvor: www.wyreforest.net



Slika 4. Listovi u jesen (Eaton i dr. 2016)



Slika 5. Plodovi na stapci
Izvor: www.deeproot.co.uk

1.2.3. EKOLOŠKE ZNAČAJKE

Hrast lužnjak se na mnogim područjima pojavljuje kao glavni element umjereno kontinentalnih, mješovitih listopadnih šuma koje prema Köppenovoj klasifikaciji klime rastu u klimi C = umjereno toploj kišnoj klimi (Šegota i Filipčić 2003). Vrsta je velike ekološke amplitude. Prilagođen je uz kontinentalnu šumsku i na šumsko-stepsku klimu sjeveroistočnog područja. Optimalno raste u krajevima sa srednjom godišnjom temperaturom zraka od 10 do 11 °C i ukupnom godišnjom količinom oborina od 500 do 800 mm. Osjetljiv je na kasni mraz, ali može izdržati visoke temperature. U južnim dijelovima areala doseže u Pirenejima do 1 200 m n.v. , a u Apeninima do 1 100 m n.v. Obično raste u ravnicama i udolinama na dubokom, pjeskovitom ili ilovastom, plodnom, svježem i vlažnom tlu koje se povremeno plavi. Na plitkom i suhom tlu ne raste. Na kiselim tlima slabije uspijeva, a najviše mu odgovaraju tla neutralne reakcije. Može podneti izvjesnu koncentraciju soli u tlu, zbog toga ga ima i na blažim slatinama, u stepskim područjima na černozeru (Panonska nizina, ruske stepe i dr.). U doba vegetacije je osjetljiv na vodu stajačicu, te je otporan na vjetar i dim (Jovanović i Vukićević 1983).

Sušenje hrasta lužnjaka u Hrvatskoj je složen biološko-klimatološki šumarski problem te nastaje kao posljedica sinergijskog djelovanja više biotskih i abiotskih čimbenika. Više autora navodi (Spaić 1974, Prpić 1974, Klepac 2002) da je 1909. godine započeo proces masovnog sušenja hrastovih stabala u nizinskim šumama Hrvatske. Područje nizinskih šuma Pokuplja, Posavine i Podravine obiluje raznolikošću mikoreljefa koji uvjetuje postojanje mnogih šumskih ekosustava, te voda kao ekološki čimbenik ovdje igra najznačajniju ulogu. Redovite poplave, koje se pojavljuju najčešće u proljeće i jesen, poplavljuju veći dio mikrodepresija dok su mikrouzvisine izvan poplavne zone. Najveći utjecaj na pridolazak vegetacije ima podzemna voda koja određuje fiziološku plitkoću tog područja. Mnogobrojni hidromelioracijski radovi kao što su izgradnja kanala, nasipa i retencija imaju znatan utjecaj na hidrološke prilike u ovom području. Izgradnjom savskog nasipa i kanalizacije radi unaprijeđenja poljoprivrede bitno je promijenjen režim površinske, djelomično i podzemne vode što se odražava na rast drveća. Izgradnjom potrebnih i nepotrebnih dubokih kanala, trajno je snižena razina podzemne vode u okolini, a izgradnjom nasipa se onemogućava brzo vraćanje poplavne vode u korita rijeka pa ona dugo stagnira u šumi. Promjena vlažnosti tla u velikoj mjeri utječe na korjenov sustav i njegovu funkciju u ishrani drveta. Korjenova mreža srednjodobnih i starijih stabala hrasta lužnjaka teško se prilagođava promjenama vlage u

rizosferi što dovodi do smanjenja vitalnosti i sušenja stabala. Sušenju hrasta lužnjaka te povećanju temperature u sastojini je potpomoglo epidemijsko sušenje nizinskog brijesta (*Ulmus minor* Mill.) od „holandske bolesti brijesta“ koju uzrokuje gljiva *Cerastomella ulmi* (Buism.) Mor. Sušenje je započelo 1920. godine (Prpić 1973), te je nizinski brijest nakon 20-30 godina sasvim nestao iz nizinskih šuma. Njegov nestanak je uvjetovao značajne promjene temperature i klime prizemnog sloja u šumama hrasta lužnjaka. Sušenjem brijesta nastale su u šumi progale i čistine, a istovremeno je nestala podstojna etaža sastojine. On je jedina vrsta u poplavnoj šumi lužnjaka koja podnosi zasjenu te može tvoriti podstojnu etažu sastojine. Njegovim nestankom u šumi postaje sve toplije i suše, a promjena u fitoklimi uvjetuje nepovoljne prilike kako u suhim tako i u vlažnim razdobljima, te dolazi do poremetnje povoljnih odnosa triju glavnih vrsta drveća. Povećanje temperature u sastojini zbog promjene mikro i makrokline dovodi do progradacije stalno prisutne primarne šumske entomofaune (gubar, zlatokraj, kukavičji suznik, hrastov četnjak, grbice, hrastov savijač itd.) te bolesti (hrastova pepelnica, mednjača itd.). Najveće štete, koje se očituju kao golobrst na desecima tisuća hektara šume, nastaju kombiniranim djelovanjem gubara (*Lymantria dispar* L.) i pepelnice (*Microsphaera alphitoides* Griff. et Maubl.) koja se, prema Spaić (1974), kod nas pojavila 1909. godine. Ako uzastopno dvije-tri godine u proljeće lišće obrste gusjenice gubara, te odmah nakon drugi mladi list uništi pepelnica, stabla fiziološki toliko slabe da dolazi do masovnog sušenja. Sinkroniziranim djelovanjem defolijacije i poplave, sušenje se pojačava i ubrzava. Prema Spaić (1974) najveće štete su nastale u šumi Žutica (šumarija Novoselec) između 1966.-1973. godine, te je upravo to sušenje bilo povod za intenziviranje istraživanja ovog problema. Uz hidromelioracijske zahvate, gljivične bolesti i štetnu šumsku entomofaunu, autori (Cestarić i dr. 2016) navode niz drugih uzroka odlučnih za nastajanje sušenja kao što su klimatske promjene, onečišćenje poplavne vode, pogoršanje kemijskih i fizikalnih svojstava tla, neracionalne šumskouzgojne mjere (intenzivne sječe i primjena neodgovarajuće mehanizacije) i dr.

Hrast lužnjak je uz običnu jelu najugroženija šumska vrsta u Hrvatskoj. On tvori ekološki vrlo značajne šumske zajednice koje su staništa brojne ugrožene i zaštićene flore i faune te raznih vrsta gljiva. Sva ta područja, kao ugrožena i rijetka, dio su ekološke mreže Republike Hrvatske (NATURA 2 000) te su važna za očuvanje vrsta i staništa. S obzirom na navedeno, kao i činjenicu da je hrast lužnjak jedna od naših najvažnijih gospodarskih vrsta, posebnu pažnju treba posvetiti monitoringu neminovnih promjena koje u današnje vrijeme zahvaćaju šumske ekosustave, kako bi se očuvale autohtone šumske vrste.

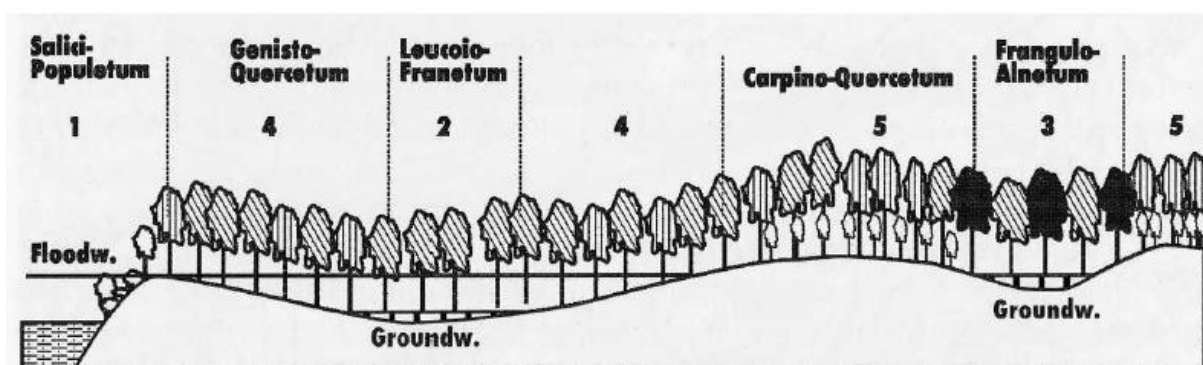


Figure 19 > Forest associations of Posavina in relation to micro-relief, flooding and groundwater (Horvat et al., 1974).

Slika 6. Šumske zajednice u Posavini u odnosu na mikroreljef, poplavnu i podzemnu vodu (Horvat i dr. 1974)

1.2.4. ŠUMSKE ZAJEDNICE U HRVATSKOJ

Prirodno stanište hrasta lužnjaka u Republici Hrvatskoj je panonska vegetacijska zona, cjelokupno nizinsko područje od 80 do 200 m n. v. gdje on zauzima velike šumske komplekse na oko 200 000 ha u dolinama naših najvećih rijeka i njihovih pritoka kao što su Drava, Dunav, Sava, Kupa. Za te nizine je značajno postojanje šumskih bazena kao što su pokupski koji zauzima 11 264 ha uz rijeku Kupu, česmanski površine 4 180 ha koji zauzima nizinsko područje rijeke Česme, te spačvanski na 39 789 ha površine u slivnom području rijeke Spačve i Studve koji čini jezgru svjetski poznatih slavonskih hrastovih šuma (Rauš 1994). Također su poznate šume u parku prirode Lonjsko polje, Repaš u Podravini, našičke i donjomiholjačke, te slatinske šume.

U ovim područjima hrast lužnjak tvori dvije temeljne šumske zajednice: šumu hrasta lužnjaka i velike žutilovke (*Genisto elatae-Quercetum roboris*) u nizama, te šumu hrasta lužnjaka i običnog graba (*Carpino betuli-Quercetum roboris*) na najvišim terenima nizinskog područja, tzv. gredama.

Šuma hrasta lužnjaka i velike žutilovke pripada podsvezi *Ulmenion minoris* Oberd. 1953, svezi *Alnion incanae* Pawl. in Pawl. et al. 1928, redu *Fagetalia sylvaticae* Pawl. in Pawl. et al. 1928, te razredu *Querco-Fagetea* Br.-Bl et Vlieger 1937 (Vukelić 2012).

Ovu zajednicu nalazimo iznad poplavnih šuma vrbe i topole te močvarnih i drugih šuma crne johe i poljskog jasena na terenima koji su nekoliko metara iznad normalnog vodostaja na mineralno-močvarnom, slabije ili jače kiselom tlu i na pseudoglejnom, odnosno podzolastom, slabo kiselo do neutralnom tlu. Takvi su tereni izvan poplave ili su rijetko periodično plavljeni poplavom koja traje kraće vrijeme.

U ovoj zajednici od biljnih vrsta možemo naći još i u sloju drveća i grmlja *Fraxinus angustifolia*, *Alnus glutinosa*, *Alnus incana*, *Ulmus minor*, *Ulmus laevis*, *Frangula alnus*, *Prunus padus*, *Sambucus nigra*, *Crataegus laevigata*, te u sloju prizemnog rašća vrste *Leucojum aestivum*, *Ranunculus ficaria*, *Ranunculus repens*, *Lychnis flos-cuculi*, *Solanum dulcamara*, *Lycopus europaeus*, *Valeriana dioica*, *Urtica radicans*, *Euphorbia salicifolia*, *Rubus caesius* (Vukelić 2012).

Prema Vukelić (2012) više je autora raščlanjivalo ovu zajednicu s fitocenološkog gledišta pa tako razlikujemo 4 subasocijacije: *Genisto elatae-Quercetum roboris aceretosum*

tatarici Rauš 1971 (subasocijacija sa žestiljem). Ova je subasocijacija mozaično raspoređena u istočnoj Slavoniji i Baranji gdje čini vezu između viših lužnjakovo-cerovo-grabovih šuma i nižih šuma hrasta lužnjaka i velike žutilovke s rastavljenim šašem. *Genisto elatae-Quercetum roboris carpinetosum betuli* (subasocijacija s običnim grabom) također pridolazi mozaično na manjim površinama u srednjoj Posavini, Žutici, Turopoljskom lugu i donjem Pokuplju (Vukelić i Rauš 1993). Predstavlja najsušiju subasocijaciju ove fitocenoze, te je prijelazna zajednica od niza prema lužnjakovo grabovoj šumi na višim terenima. Grab je vrlo čest no nema ni dimenzije ni vitalnost kao na gredama. Treća subasocijacija je *Genisto elatae-Quercetum roboris caricetosum brizoidis* (subasocijacija s blijedožućkastim šašem) koja je rasprostranjena u zapadnom dijelu panonske Hrvatske i povišenijim terasama u donjem Pokuplju. Razvija se na nešto kiselijim tlima što nam govori pojava većeg broja acidofilnih vrsta. Sloj prizemnog rašća u ovoj subasocijaciji je siromašan no vrlo bujan jer blijedožućkasti šaš (*Carex brizoides*) prekriva velike komplekse od nekoliko tisuća hektara. Četvrtu subasocijaciju, *Genisto elatae-Quercetum roboris caricetosum remotae* (subasocijacija s rastavljenim šašem) je prvi put opisao Ivo Horvat 1938. godine, te je ona najrasprostranjenija subasocijacija poznate „slavonske šume“. Nalazimo ju na zapadu od donjeg Pokuplja, uz Odru, kroz cijelu Posavinu gdje u spačvanskom području predstavlja jednu od gospodarski najvažnijih zajednica tog kraja.

Šuma hrasta lužnjaka i velike žutilovke najdominantnija je paraklimaksna zajednica nizinskog područja koja se proteže u slavonskoj ravnici i cijeloj našoj nizini dok su ostale zajednice mozaično raspoređene i na manjim površinama nizinske Hrvatske. Osnovicu neke šumske vegetacijske zone čini samo jedna klimatskozonalna šumska zajednica a to je u panonskoj vegetacijskoj zoni šuma hrasta lužnjaka i običnog graba, *Carpino betuli-Quercetum roboris* Rauš 1969 (Rauš 1994).

Nastaje prirodnom sukcesijom iz lužnjakove šume s velikom žutilovkom te se od nje razlikuje po svom sastavu. Pridolazi na svježim, ocjeditim povišicama - gredama na slabo kiselo do neutralnom pseudoglejnom odnosno podzolastom tlu. Tlo je zimi zasićeno vodom, ali nije izvrgnuto poplavi. Veliki udio ima obični grab i klen te mnogi grmovi i zeljaste biljke ocjeditih terena kakve susrećemo u kitnjakovo-grabovim šumama (Rauš 1994).

Prema Vukelić (2012) šuma hrasta lužnjaka s običnim grabom pripada svezi *Carpinion betuli* Isler 1931, redu *Fagetalia sylvaticae* Pawl. in Pawl. et al. 1928, te razredu *Querco - Fagetea* Br.-Bl et Vlieger 1937.

To je jedna od najpoznatijih i najčešće istraživanih šumskih zajednica u Hrvatskoj koju je opisivao Josip Kozarac još davne 1886. godine. Zauzima površinu od oko 110 000 ha u spačvanskom području i duž cijeloga toka rijeke Save i njenih pritoka. Sastojine su vrlo stabilne i kvalitetne, te neki hrastovi dosežu 40 m visine. Uz dominantan lužnjak i grab u sloju drveća još pridolaze *Prunus avium*, *Tilia cordata*, *Tilia tomentosa*, *Corylus avellana*, *Ligustrum vulgare*, a u sloju prizemnog rašća *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris filix-mas*, *Primula vulgaris*, *Viola reichenbachiana*, *Fragaria vesca*, *Allium ursinum*, *Ajuga reptans*, *Anemone nemorosa*, *Oxalis acetosella*, *Pulmonaria officinalis* (Vukelić 2012).

Prema geološkim, geomorfološkim, pedološkim i diferencijalnim vrstama biljaka raščlanjujemo ovu zajednicu na 4 subasocijacije (Rauš 1994): *Carpino betuli-Quercetum roboris typicum* (tipična subasocijacija). Rasprostranjena je u cijelom arealu hrasta lužnjaka, a najpoznatije su sastojine u Prašniku, Opekama kod Lipovljana, Repašu i Česmi. *Carpino betuli-Quercetum roboris fagetosum* Rauš 1971 (subasocijacija s bukvom) je fragmentarno raspoređena na manjim površinama za razliku od tipične. *Carpino betuli-Quercetum roboris quercetosum cerridis* Rauš 1969 (subasocijacija s cerom) predstavlja najsušni tip lužnjakovo-grabovih šuma te je rasprostranjena u istočnoj Hrvatskoj, zapdanom Srijemu i Baranji. Četvrta subasocijacija je *Carpino betuli-Quercetum roboris tilietosum tomentosae* Rauš 1969 (subasocijacija sa srebrnolisnom lipom) čiji je glavni areal na zapadnim obroncima Fruške gore.

Osim ove dvije dominantne šumske zajednice koje tvori hrast lužnjak u panonskoj Hrvatskoj, zanimljivo je spomenuti poznatu Motovunsku šumu. Nalazi se u dolini rijeke Mirne u Istri u submediteranskoj fitogeografskoj zoni za koju su karakteristične šume hrasta medunca i bijelog graba (Trinajstić 1998). Zbog ekoloških prilika na ovome su se području razvile šume slične onima u kontinentalnom dijelu pa tako hrast lužnjak i poljski jasen ovdje grade reliktnu poplavno-nizinsku šumu (Vukelić 2012).

1.3. SPECIJACIJA

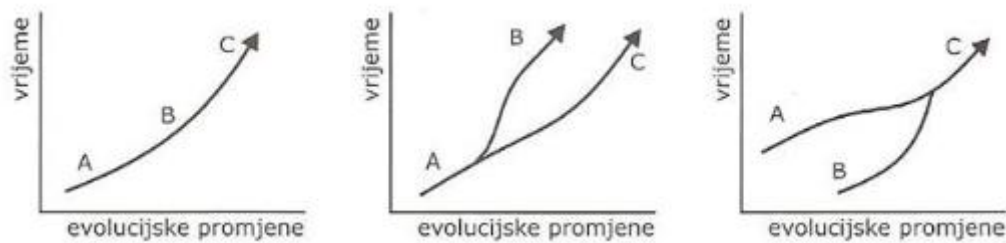
Veliki dio sistematske botanike i klasifikacije biljaka neposredno je vezan uz evolucijske procese. Treće razdoblje sistematike započelo je sa Charlesom Darwinom (1809.-1882.) i njegovim djelom *The origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle of life* („Podrijetlo vrsta...“) u kojemu je u svojoj teoriji evolucije tvrdio da su sva živa bića u izvjesnoj srodstvenoj vezi te da su se tijekom dugog vremenskog razdoblja iz jednostavnijih oblika organizama razvili složeniji oblici. Jedan od evolucijskih procesa je specijacija, „vrstanje“ ili „postanak novih vrsta“, proces nastanka dvije ili više novih vrsta od jedne ili više predačkih vrsta. To je elementarni makroevolucijski proces koji nastaje kao rezultat mikroevolucijskih procesa. Rezultat je evolucijsko-adaptacijskih čimbenika koji cijelo vrijeme djeluju na molekularnom nivou. Promjene na toj mikrorazini dovode do promjena u populaciji, te se specijacija neposredno nadovezuje na raznolikost jedinki i populacija te geografsku varijabilnost populacija i postojanje ekotipova (Nikolić 2013).

U biljnom svijetu, protok gena u prirodi se odvija prijenosom sjemenki, vegetativnih rasplodnih struktura, peluda ili promjenom areala kojim populacije dolaze u kontakt zbog određenih promjena u okolišu. U kompaktnim populacijskim sustavima neke vrste, u kojima populacija nije podjeljena na manje skupine (subpopulacije), dolazi do pozitivnih promjena (mutacije i rekombinacije) kod nekih jedinki te one zahvaljujući prirodnom odabiru opstaju i te promjene proširuju na cijelu vrstu. Nakon dužeg vremena količina akumuliranih promjena se sve više povećava, vrsta mijenja svoj genetski sastav do te mjere da tu populaciju možemo smatrati novom vrstom jer se dovoljno razlikuje u odnosu na prvobitno stanje. Takav oblik specijacije nazivamo filetskom specijacijom. Kod podijeljenih populacija na više manjih skupina dolazi do neovisne specijacije kod svakog od njih. Jedan dio akumulira genetske promjene dok drugi dio ostaje nepromijenjen, ili se drugi dio mijenja u odnosu na početno stanje ali u drugom smjeru. Tada govorimo o divergentnoj specijaciji, tj. nastanku dvije ili više evolucijskih linija (vrsta) s time da se početna vrsta može zadržati. Različit je selekcijski pritisak u različitim dijelovima populacije, ekotipovi se počinju razlikovati sve više, postaju podvrste te na kraju vrste (Vidaković i Franjić 2004).

S obzirom da je vrsta (lat. *species*) osnovna taksonomska jedinica, te se definira prema Mayr-u kao „*skupina prirodnih populacija koje se uzajamno mogu stvarno i potencijalno razmnožavati, a reproduktivno su izolirane od drugih takvih skupina populacija. Znači, vrste su zatvoreni genetski sustavi, jer su zaštićene od priljeva gena iz drugih vrsta genetički kontroliranim izolacijskim mehanizmima*“ (Kajba i Ballian 2007), za specijaciju su potrebna dva kriterija. Prvi je taj da se populacija iste vrste mora razdvojiti (geografska izolacija), i drugi je taj da se mora javiti reproduktivna izolacija. Dokle god su dvije populacije u reproduktivnom kontaktu, tj. postoji izmjena gena, specijacija ne može nastupiti. Geografska izolacija podrazumijeva razdvajanje neke populacije prostorom, geografskom barijerom (tektonski poremećaji, otoci i sl.) te sprječavanje izmjene gena (prijenos peluda, sjemenki, plodova, vegetativnih rasplodnih organa). Omogućava drugačiji tijek evolucije populacija sa svake strane barijere i time divergenciju i postanak novih vrsta. Ovakav vid specijacije nazivamo alopatrička ili geografska specijacija. Drugi oblik nazivamo simpatrička specijacija koja se odvija unutar populacije bez geografske barijere. Kod viših biljaka može nastati na 4 osnovna načina: 1. poliploidijom, 2. križanjem različitih vrsta, 3. samooplodnjom i 4. apomiksisom (Vidaković i Franjić 2004). Posljednji mehanizam kojim završava specijacija je reproduksijska izolacija koja onemogućuje protok gena između blisko srodnih svojti, te pruža divergenciju na svim nivoima, od ekotipova koji postaju podvrste i vrste sve do viših taksonomskih kategorija (Nikolić 2013).

1.3.1. EKOLOŠKA IZOLACIJA

Za organizme koji se spolno razmnožavaju reproduksijska izolacija je glavni čimbenik u nastajanju nove vrste. Biološka svojstva kod kojih postoje barijere u spolnom razmnožavanju označene su kao mehanizmi reproduksijske izolacije. Ti mehanizmi mogu biti predoplodni i postoplodni (Kajba i Ballian 2007). Ekološka izolacija spada u predoplodni (predzigotični) tip reproduksijske izolacije te do nje dolazi kada dvije vrste nastanjuju isto geografsko područje, no različite dijelove staništa zbog čega se one ne sreću te ne dolazi do njihovog križanja (Nikolić 2013).



Slika 7. Osnovni tipovi evolucije (Kajba i Ballian 2007)

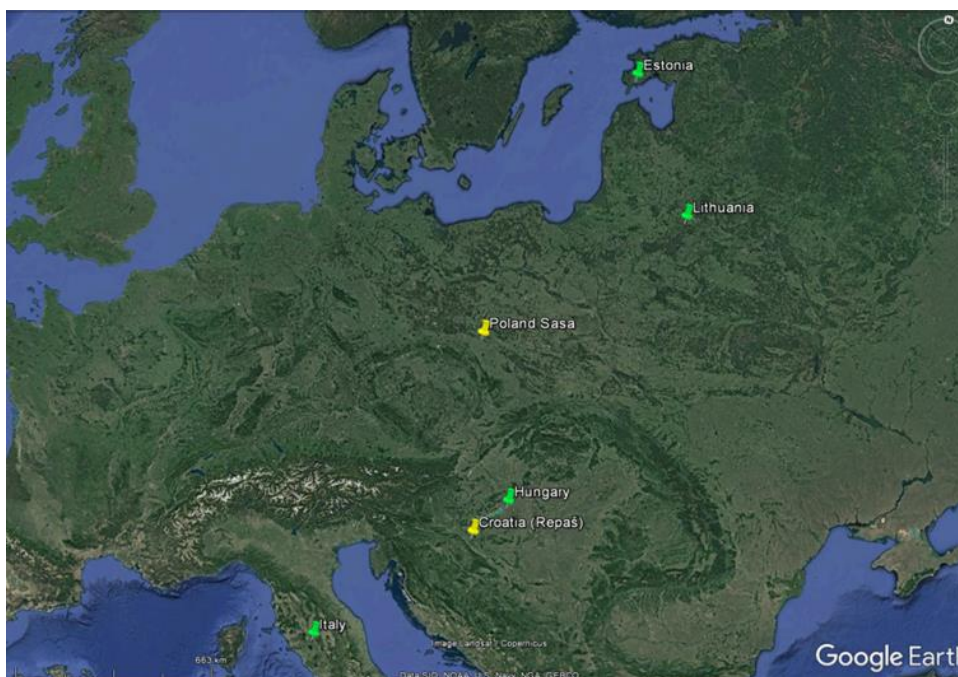
2. CILJ RADA

U današnje vrijeme svjedoci smo sve većih globalnih klimatskih promjena. Prema istraživanjima mnogih autora (Kuster i dr. 2011) kroz narednih nekoliko desetljeća se predviđa povišenje godišnjih temperatura u Europi i promjene režima vlaženja što će imati znatnog utjecaja na pojedine šumske ekosustave.

Cilj ovoga rada je na temelju dosadašnjih literaturnih podataka, izmjerenog sadržaja vode u tlu i vodnog potencijala unutar šest populacija u pokusnom nasadu hrasta lužnjaka u Hrvatskom šumarskom institutu, te korelaciji vodnog potencijala sa sadržajem vode u tlu, utvrditi unutarvršnu diferencijaciju kod europskih svojiti hrasta lužnjaka kako bi ustanovili potencijalno najugroženije i najotpornije populacije na sušni stres.

3. MATERIJALI I METODE

U rasadniku Hrvatskog šumarskog instituta u proljeće 2014. godine osnovan je pokusni nasad hrasta lužnjaka. Žirevi su skupljeni u jesen 2013. godine iz šest europskih provenijencija (Hrvatska (Repaš), Italija, Mađarska, Poljska, Litva i Estonija; Slika 8.) s 8 - 10 nasumično odabranih odraslih stabala.



Slika 8. Lokacije provenijencija (Italija, Hrvatska, Mađarska, Poljska, Litva, Estonija)

Lokacije pokrivaju široki raspon okolišnih čimbenika koji su prikazani u tablici 2. Srednje godišnje temperature (°C), srednje godišnje količine oborina i srednje količine oborina u vegetaciji (mm) su prikupljene za razdoblje od 1901. do 2009. s ClimateEU programom (<http://www.ualberta.ca/~ahamann/data/climateeu.html>).

Žirevi su posijani su u lončice (0,5 l) te su nakon klijanja svaki zasebno presađeni u plastične kontejnere (50 l). Kontejneri su ispunjeni prirodnim, homogeniziranim šumskim tlom iz šume hrasta lužnjaka koje je očišćeno od kamenja, lišća, klica i grančica. Nasad je dizajniran tako da je 212 biljaka posađeno u blokove, te je dio biljaka u sušnom tretmanu (bez navodnjavanja), a dio biljaka je u kontrolnom tretmanu (sa stalnim navodnjavanjem) (Slika 9).

Tablica 2. Položaj i klimatska obilježja provenijencija

Provenijencije	Zemljopisna širina	Zemljopisna dužina	Nadmorska visina	Srednja godišnja temperatura	Srednja godišnja količina oborina	Srednja količina oborina u vegetacijskom razdoblju	HG*
	[°]	[°]	[m]	[°C]	[mm]	[mm]	
Estonija	58.23852	22.44289	9	6.0	568.5	281.0	1
Litva	54.53750	24.80722	102	6.4	671.1	358.5	3
Poljska	51.19030	16.54901	121	8.5	554.8	385.7	3
Mađarska	47.46918	19.20959	141	10.6	559.9	368.0	1
Hrvatska	46.13976	17.09161	120	10.8	793.1	515.4	2
Italija	42.19505	12.22884	579	13.2	789.7	483.5	2

* 1: tla sa propusnim matičnim supstratom i dubokom podzemnom vodom; 2: nizinska tla pod utjecajem podzemnih voda, sezonski ili trajno vlažna; 3: tla sa nepropusnim slojevima unutar 80 cm dubine, sezonski ili trajno vlažna

Biljke u kontrolnom tretmanu su kontinuirano navodnjavane svaki drugi ili treći dan s 4 l vode po kontejneru u razdoblju od 1.4.2015. do 22.10.2015. dok su biljke u sušnom tretmanu lišene vode u razdoblju od 1.4.2015. do 21.7.2015. U tom sušnom razdoblju je preko 50 % biljaka u tretmanu pokazalo vizualne simptome sušnog stresa (žućenje i venuće listova), te je taj sušni period prekinut ponovnim zalijevanjem 22.7.2015. Nakon ponovnog zalijevanja biljke u sušnom tretmanu su do 22.10.2015. zalijevane kao i biljke u kontrolnom tretmanu.

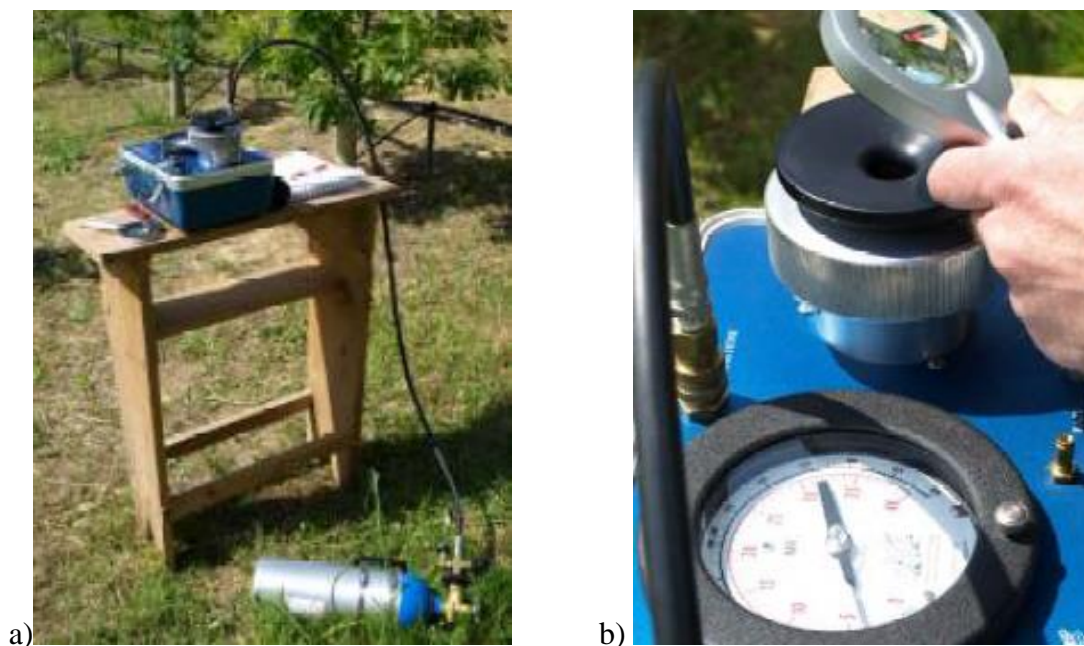
U pokusnom nasadu u razdoblju od 1.4.2015. do 22.10.2015. su mjereni sadržaj vode u tlu (SWC) i vodni potencijal (ψ).



Slika 9. Pokusni nasad u rasadniku Hrvatskog šumarskog instituta. Uzorci u kontrolnom tretmanu (lijevo) i uzorci u sušnom tretmanu (desno)

Sadržaj vode u tlu (SWC-*soil water content*) je mjeren s 12 električnih senzora (EC-5 soil water sensor, Decagon Devices, Inc., Pullman, USA) spojenih na 3 čitača podataka (ECH2O, Decagon Devices, Inc., Pullman, USA). Senzori su stavljeni u kontrolni tretman i sušni tretman u jednu teglu po provenijenciji na dubinu 10-15 cm. Na kraju sušnog perioda (21.7.) sadržaj vode u tlu je izmjeren sa ThetaProbe ML2x FD.Probe (Delta-T Devices, Cambridge, UK) u svakome kontejneru u oba tretmana.

Vodni potencijal (ψ) je mjeren devet puta tijekom istraživanja od ponoći (00:00 h) pa do ujutro (04:00 h). Sa svake biljke je uzet po jedan najreprezentativniji list sa najvišeg dijela provodnice te je vodni potencijal izmjeren pomoću prijenosne komore (Pressure Chamber Instrument Model 600, PMS Instrument Company, Albany OR, USA) (Slika 10.).



Slika 10. Instrument za mjerenje vodnog potencijala Pressure Chamber Instrument Model 600 (PMS Instrument Company), a) instrument spojen na bocu pod tlakom, b) analogni mjerač i komora na instrumentu

Instrument (Pressure Chamber Instrument Model 600) je spojen na bocu pod tlakom i na njemu se nalaze komora, analogni mjerač i kontrolni ventil. Radi na principu tako da se u komoru stavi list, tako da cijela plojka bude unutar komore, dok prerezana peteljka viri van. Na kontrolnom ventilu se pusti tlak u komoru i čim se na vrhu peteljke pojavi kapljica vode tlak se zaustavi. Na analognom mjeraču se očita koliki je tlak (Bar) bio potreban da istisne vodu iz lista, tj. da se kapljica pojavi na vrhu peteljke. Visoki tlak označava veći stupanj sušnog stresa, tj. manju količinu slobodne vode u listu. Dobro opskrbljeni listovi biljaka vodom imaju vrijednosti vodnog potencijala od -0,2 do -0,6 MPa, dok biljke u ekstremno suhim staništima mogu imati puno niže vrijednosti vodnog potencijala (-2 do -5 MPa).

Osnovni procesi kojima biljka prima i provodi vodu su bubrenje i osmoza. Pogonska sila u oba slučaja je pad (gradijent) kemijskog potencijala vode, a proces kojim se to zbiva je difuzija tj. sposobnost miješanja molekula tekućina ili plinova do izjednačenja njihovih koncentracija pri čemu one ne stupaju u kemijsku reakciju. U vodenoj otopini neke tvari gradijent kemijskog potencijala vode je suprotan gradijentu elektrokemijskog potencijala otopljene tvari pa stoga voda difundira u suprotnom smjeru otopljene tvari. „Obrok“ difuzije, tj. količina tvari koja difundira, te položaj i vrijeme su određeni 1. i 2. Fickovim zakonom difuzije (Denffer i Ziegler 1991). U biljkama proces difuzije ima veliku važnost pri primanju

vode iz tla, gibanju otopljenih tvari na male udaljenosti te gubitku vodene pare iz listova, ali nema važnost pri prijenosu vode na veće udaljenosti koji se zbiva glavnim tokom. Difuzija kroz polupropusnu (semipermeabilnu) ili probirno propusnu (selektivno permeabilnu) membranu se naziva osmoza. Također je energetski spontani proces u kojemu plazmatske membrane koje odvajaju pojedine stanične dijelove lako propuštaju vodu i male nenabijene molekule. Na kretanje molekula vode osim pada kemijskog potencijala vode utječu tlak i sila teža. Budući da je djelovanje sile do 10 metara zanemarivo, kemijski potencijal vode, tj vodni potencijal ovisi o koncentraciji i tlaku te se računa po formuli:

$$\psi = \psi_{\pi} + \psi_P$$

ψ_{π} – osmotski potencijal

ψ_P – hidrostatski tlak otopine

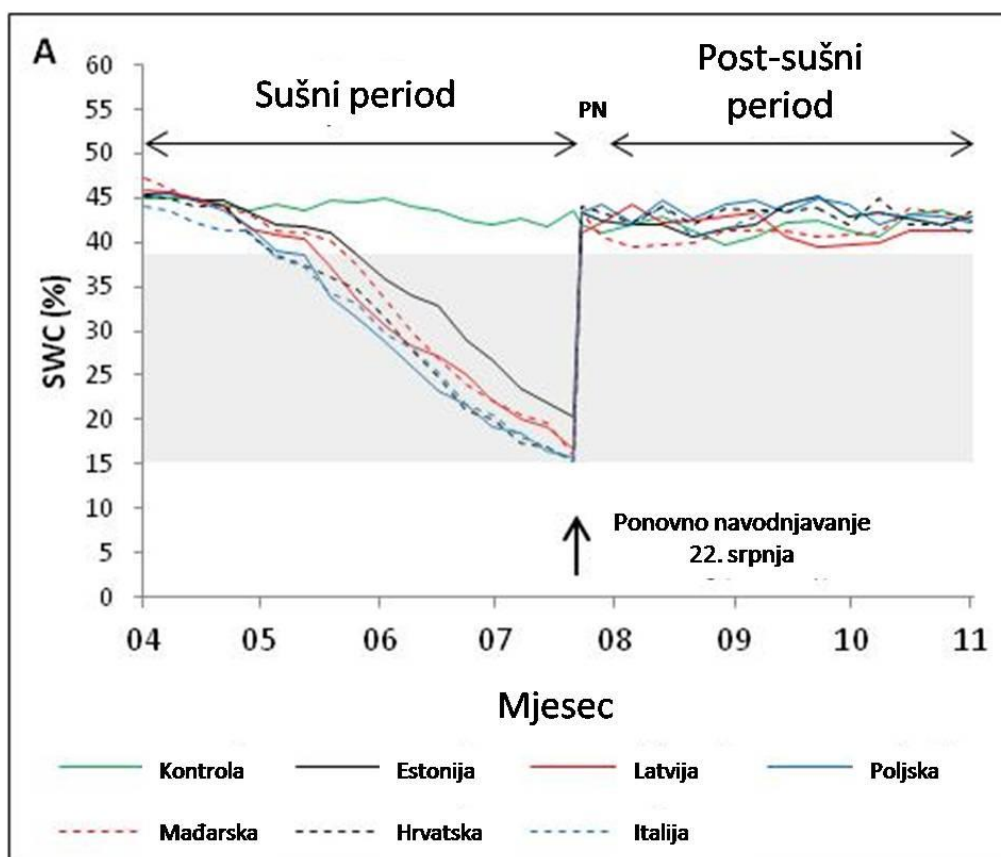
Osmotski potencijal izražava učinak koncentracije otopljenih tvari na vodni potencijal otopine. Što je veća koncentracija otopljenih tvari, molarna frakcija vode je manja kao i njena slobodna energija. To znači da osmotski potencijal smanjuje vodni potencijal otopine te je zato uvijek negativan. Vodni potencijal čiste vode (bez otopljenih tvari) je uvijek nula. Pozitivni hidrostatski tlak otopine povećava vodni potencijal, a negativni ga smanjuje. Čvrste stanične stijenke biljnih stanica mogu stvoriti jako pozitivni unutrašnji hidrostatski tlak, tzv. turgor (turgorski tlak) koji je vrlo važan za čvrstoću biljke. U ksilemu i apoplastu se može razviti negativan hidrostatski tlak. Negativan tlak izvan stanica je vrlo važan za gibanje vode u biljci na veće udaljenosti. Povećanjem turgorskog tlaka se povećava i vodni potencijal, a povećanjem osmotskog tlaka se smanjuje (Pevalek-Kozlina 2003).

Vodni status biljke, tj. vodni potencijal nam govori kolika je potreba biljke za vodom. Vrlo je važan jer nedostatak vode, tj nizak vodni potencijal inhibira rast i procese fotosinteze te djeluje na cijeli niz fizioloških procesa u biljci (na staničnu diobu, inhibira sintezu sastojaka stanične stjenke i proteina te uzrokuje zatvaranje puči) (Pevalek-Kozlina 2003).

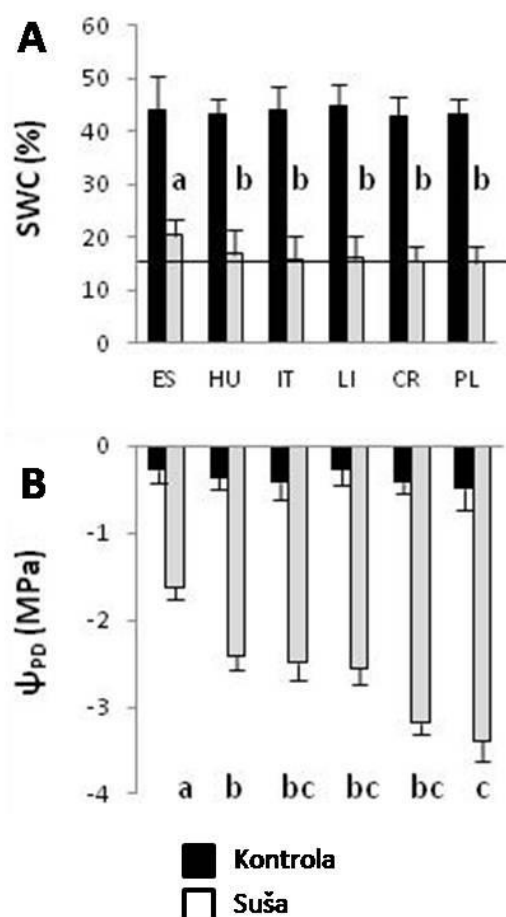
Sve statističke analize napravljene su pomoću statističkog programskog paketa SAS (SAS Institute Inc., Cary, NC, USA).

4. REZULTATI

Iz grafikona na slici 11. vidimo kretanje sadržaja vode u tlu tijekom cijelog razdoblja (1.4.-22.10.) za kontrolne uzorke i uzorke pod sušnim tretmanom svih šest provenijencija. Kretanje sadržaja vode u tlu kod kontrolnih uzoraka (zelena linija) tijekom cijelog perioda je konstantno, te sadržaj vode nije pao ispod 38 % što je predstavljalo poljski kapacitet tla za vodu. Kod uzoraka u sušnom tretmanu sadržaj vode u tlu tijekom sušnog razdoblja (1.4.-21.7.) je postepeno padao kod svih šest provenijencija. Zadnji dan sušnog razdoblja (21.7.) sadržaj vode u tlu kod svih provenijencija u sušnom tretmanu je varirao od 15,2 % do 16,7 % bez značajnih razlika, osim kod estonske populacije kod koje je bio 20,3 % te je on bio statistički značajno viši nego kod ostalih populacija.



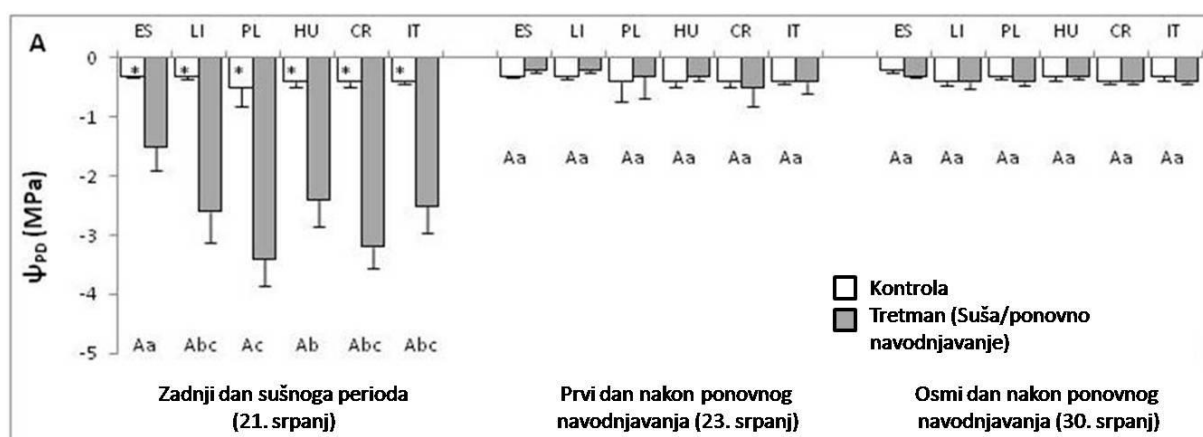
Slika 11. Volumetrijski sadržaj vode u tlu (SWC) u kontejnerima biljaka u kontrolnom tretmanu i kontejnerima biljaka u sušnom tretmanu svih šest provenijencija u sušnom periodu (1.4. - 21.7.) i periodu nakon suše (22.7. - 22.10.) tj. u fazi oporavka. Strelica označava datum ponovnog zalijevanja (22.7.).



Slika 12. (A) Volumetrijski sadržaj vode u tlu (SWC) u kontejnerima biljaka u kontrolnom tretmanu i sušnom tretmanu 21.7. (B) Vodni potencijal (ψ) u lišću biljaka u kontrolnom tretmanu i sušnom tretmanu 21.7.

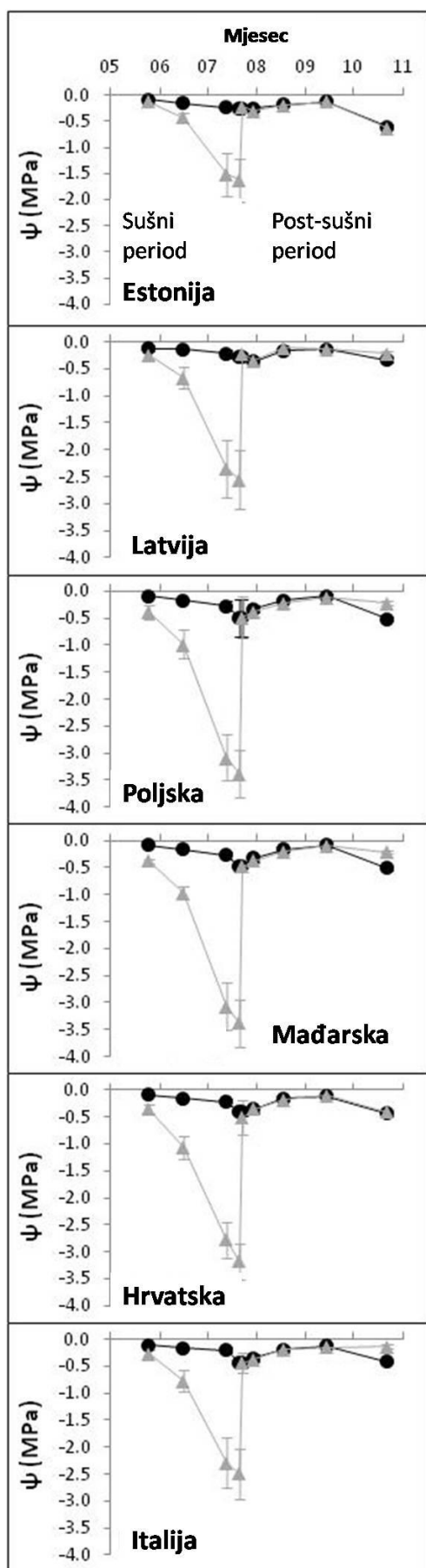
Iz grafikona na slici 12 (A) vidimo volumetrijski sadržaj vode u tlu (SWC) u kontejnerima svih šest populacija u oba tretmana. Kod uzoraka u kontrolnom tretmanu vidimo da je sadržaj vode bio visok i približno jednak kod svih šest populacija. Nadovezujući se na to, na slici 12 (B) vidimo da je vodni potencijal u listovima (ψ) kod uzoraka u kontrolnom tretmanu bio također značajno visok i približno jednak kod svih šest populacija varirajući između -0,9 Mpa i -0,1 Mpa. Mala slova (a,b) pokazuju statistički značajnu razliku između populacija u sušnom tretmanu te ovdje vidimo da su sve populacije u sušnom tretmanu imale približno jednak sadržaj vode u tlu osim estonske, kod koje je bio značajno viši (A). Nadovezujući se na to, vodni potencijal kod uzoraka u sušnom tretmanu (B) je kod estonske populacije iznosio $-1,55 \pm 1,0$ MPa te je bio značajno viši nego kod ostalih populacija. Mađarska ($-2,41 \pm 1,05$ MPa), talijanska ($-2,49 \pm 0,97$ MPa) i litvanska ($-2,55 \pm 1,03$ MPa) populacija su imale sličan i znatno viši vodni potencijal nego hrvatska ($-3,18 \pm 0,86$ MPa) i poljska ($-3,38 \pm 0,66$ MPa) populacija.

Ponovno zalijevanje (22.7.) je rezultiralo brzim i potpunim oporavkom sadržaja vode u tlu i vodnog potencijala kod uzoraka u sušnom tretmanu kod svih šest provenijencija do razine kao i kod kontrolnog tretmana (Slike 11.- 13.). Zahvaljujući brzom oporavku sadržaja vode u tlu i vodnog potencijala svi su uzorci nakon 22.7. do 22.10. zalijevani bez sušnog stresa s prosječnim vodnim potencijalom $-0,27 \pm 0,14$ MPa kod uzoraka pod sušnim tretmanom i $-0,29 \pm 0,15$ MPa kod uzoraka pod kontrolnim tretmanom.



Slika 13. Vodni potencijal (ψ) u listovima na vrhuncu sušnog tretmana (21.7.), dan nakon ponovnog zalijevanja (22.7.) i osmi dan nakon zalijevanja (30.7.)

Iz grafikona na slici 13. vidimo vodni potencijal (ψ) kod svih šest populacija u oba tretmana zadnji dan sušnog tretmana (21.7.), dan nakon ponovnog zalijevanja (22.7.) te osmi dan nakon ponovnog zalijevanja (30.7.). Zvezdice (*) označavaju statistički značajnu razliku u vodnom potencijalu između uzoraka u sušnom i kontrolnom tretmanu. Velika i mala slova (A,b,c) označavaju statistički značajnu razliku između populacija. Drugi dan nakon zalijevanja (23.7.) kod svih populacija se vodni potencijal ravnomjerno oporavio uz određena odstupanja u sušnom tretmanu te je (30.7.) postao vrlo stabilan i takav se održao do kraja tretmana.



Slika 14. Kretanje vodnog potencijala (ψ) kroz mjesece u kontrolnom tretmanu (crne točke) i sušnom tretmanu (sivi trokuti) kod svih 6 provenijencija.

Iz grafikona na slici 14. vidimo kretanje vodnog potencijala (ψ) kroz cijelo razdoblje tretmana za svaku provenijenciju pojedinačno. Uočljivo je da je vodni potencijal biljaka u sušnom tretmanu postepeno opadao, te je dosegao svoj minimum dan prije ponovnog zalijevanja. Također je vidljivo da se vodni potencijal biljaka kod svih populacija oporavio vrlo brzo nakon ponovnog zalijevanja, te već u prvom danku dosegnuo vrijednosti u kontrolnom tretmanu. Vodni potencijal biljaka iz estonske populacije se smanjivao najsporije u odnosu na sve druge promatrane populacije (sl. 14).

5. RASPRAVA

U ovome radu je za promatranje unutarvršne diferencijacije europskih populacija hrasta lužnjaka s obzirom na različiti režim vlaženja, tj. različitu vlažnost staništa pola uzoraka u pokusnom nasadu bilo podvrgnuto sušnom stresu te nije zalijevano tri mjeseca i 21 dan (1.4.-21.7.) što je predstavljalo razdoblje sušnog stresa, dok je druga skupina uzoraka (kontrolni tretman) zalijevana svaki treći dana kroz cijelo razdoblje koje je trajalo šest mjeseci i 22 dana (1.4.-22.10). Kod uzoraka u sušnom tretmanu je cijelo vrijeme kroz razdoblje sušnog stresa radi kontrole (utvrđivanja razine sušnoga stresa) u kontejnerima mjerena vlaga tla. Također je kod svih uzoraka u kontrolnom tretmanu kroz cijeli period istraživanja, svih šest mjeseci i 22 dana mjerena vlaga tla u kontejnerima koja je zalijevanjem svaka 3 dana održavana na optimumu te nije padala ispod 38 % što je u ovom slučaju bio poljski kapacitet tla za vodu, tj. gornja granica biljkama pristupačne vode u tlu.

Mjerenjem vlage tla senzorima utvrđeno je da je vlaga tla kod svih uzoraka podvrgnutih sušnom tretmanu postepeno padala tijekom razdoblja sušnog stresa. Onoga trenutka kada je vlaga u tlu kod prvih uzoraka (poljska populacija) došla do točke venuća (21.7.), što je u ovo slučaju bilo 15 % (Slika 11), sušni je tretman prekinut. Kada vlaga u tlu dođe do razine točke venuća, tada prestaju svi fiziološki procesi u biljci i ona odumire. U ovom slučaju je 21.7. preko 50 % uzoraka pod sušnim stresom pokazalo vizualne simptome sušenja (žućenje i otpadanje listova). Zadnji dan sušnog tretmana (21.7.) nisu utvrđene statistički značajne razlike u vlazi tla između populacija, osim kod estonske populacije kod koje je zabilježeno statistički značajno veća vlaga tla (20,3 %) (slika 12 i 14) s obzirom na ostale populacije. Također je kod poljske populacije zabilježen najniži sadržaj vlage u tlu te je iznosio 15,2 %. Iz toga možemo zaključiti da sadržaj vlage tla u kontejnerima između populacija nije bio jednak te da su zahtjevi za vodom između populacija različiti.

S obzirom da je kod svih uzoraka volumen tla u kontejnerima i vrijeme trajanja suše bilo isto, te da su svi uzorci bili pod utjecajem iste temperature zraka, istom vlagom zraka, istim strujanjem zraka te istom količinom sunčeve radijacije, možemo pretpostaviti da su neke populacije, u ovom slučaju estonska, imale određene anatomske ili fiziološke prilagodbe na nedostatak vode i sušni stres. Na to nam ukazuje i činjenica da su uzorci sušnog tretmana estonskih populacija tijekom prethodne godine, a osobito tijekom razdoblja sušnoga stresa rasli puno sporije, te su u odnosu na sve druge populacije imali izmjerenu manju visinu, manji

broj listova i ukupnu lisnu površinu (Sever i dr. 2016). O lisnoj površini direktno ovisi intenzitet transpiracije (Pevalek-Kozlina 2003) te možemo zaključiti da je smanjena transpiracija zbog manje lisne površine jedan od razloga većem sadržaju vlage tla u kontejnerima uzoraka estonske populacije.

Jedan dan nakon (22.7.) što je vlaga tla u kontejnerima pala do točke venuća (15 %) svi uzorci u sušnom tretmanu su zaliveni, te je zalijevanje nastavljeno kao i kod uzoraka u kontrolnom tretmanu sve do kraja cijelog razdoblja istraživanja (22.10.).

S gledišta diferencijacije populacija zanimljivo je vidjeti ima li razlike u vodnom statusu između uzoraka različitih populacija iako su svi uzorci bili podvrgnuti jednakom stresu. Paralelno mjerenju sadržaja vlage u tlu je mjeren i vodni potencijal u listovima uzoraka u sušnom i u kontrolnom tretmanu svih šest populacija u devet navrata. Razlike između populacija su najizraženije na vrhuncu sušnog stresa te je zadnji dan sušnog tretmana (21.7.) najniži vodni potencijal izmjeren kod poljske populacije i iznosio je -3,38 MPh, dok je najviši vodni potencijal izmjeren kod estonske populacije te je iznosio -1,55 MPh. Kod ostalih populacija je bio približno jednak te je varirao između -2,41 MPh i -2,55 MPh.

Vodni potencijal u listovima biljaka podvrgnutih sušnom stresu se vrlo brzo oporavio. Jedan dan nakon ponovnog zalijevanja (23.7.) je dosegao vrijednosti kao i kod kontrolnih uzoraka, sa variranjem unutar populacija, te je 8 dana nakon zalijevanja (30.7.) postao vrlo stabilan (slika 13). Prema Arend i dr. (2016) šumsko drveće ima vrlo dobar fiziološki mehanizam oporavka vodnoga potencijala nakon izlaganja dugotrajnom sušnom razdoblju. Međutim, hrast lužnjak kao i ostale vrste europskih hrastova u odnosu na ostale vrste šumskoga drveća se odlikuje vrlo efikasnim mehanizmom oporavka fizioloških aktivnosti i vodnoga potencijala nakon sušnoga razdoblja (Sipeš i dr. 2012).

Iz izmjerenog sadržaja vlage u tlu i vodnog potencijala u razdoblju 1.4. – 22.10. te prikazanih rezultata u grafikonima možemo vidjeti da je vodni potencijal ovisan o sadržaju vode u tlu, te kako je padao sadržaj vode u tlu, proporcionalno je padao i vodni potencijal kod uzoraka u sušnom tretmanu. Na ovisnost nam također ukazuje i činjenica da je vodni potencijal kod uzoraka u kontrolnom tretmanu bio proporcionalan sadržaju vlage kod svih šest populacija kroz cijelo razdoblje. Ovakvi rezultati su i očekivani jer vodni status biljke direktno ovisi o sadržaju vlage u tlu (Lambers i dr. 2008).

Jensen i Hansen (2010) su tražili genotipske odgovore i utvrđivali fenotipsku plastičnost i interakciju genotipa i okoliša promatrajući odnos vegetativnog rasta (promjer vrata korijena, visina biljaka, udaljenost tla i najveće grane, diskoloracija listova, masa nadzemnog dijela bez listova, masa korijena, dužina izbojaka) i sadržaja vode u tlu između osam europskih provenijencija hrasta lužnjaka. Došli su do zaključka da južnije provenijencije snažnije reagiraju svojim rastom na navodnjavanje za razliku od sjevernijih provenijencija. Sjevernije su provenijencije rasle približno jednako u sva tri različita tretmana navodnjavanja, dok je kod južnih provenijencija vegetativni rast bio jače izražen kod tretmana sa većim sadržajem vlage u tlu. Također su utvrdili da je vegetativni rast jako povezan sa geografskom širinom promatranih populacija, te da sjevernije populacije slabije prirašćuju od južnijih.

Spieß i dr. (2012) su u svome istraživanju utvrdili povećanje razina glukoze, fruktoze i galaktoze u lišću hrasta lužnjaka na biljkama koje su bile podvrgnute sušnom stresu. Ti metaboliti igraju značajnu ulogu u sušnom stresu, održavanju osmotske homeostaze te utječu na rast i biljne hormone. U ovom slučaju, to potvrđuje pretpostavku da estonska populacija osim anatomskih prilagodbi kao što su smanjen vegetativni rast i ukupna lisna površina, možda ima i neke druge fiziološke prilagodbe za održavanje stabilnog vodnog potencijala pod sušim uvjetima.

Prema Arend i dr. (2012), parametri fotosintetske aktivnosti se značajno mijenjaju u odnosu na promjenu razine sušnog stresa. Uspoređujući hrast kitnjak, lužnjak i medunac su došli do zaključka da kod hrasta lužnjaka fotosintetska aktivnost i fluorescencija klorofila značajno opadaju pod utjecajem visoke razine sušnog stresa, dok kod hrasta kitnjaka i hrasta medunca ta razlika nije značajna. Možemo pretpostaviti da je to također slučaj kod estonske populacije čija bi ovisnost fotosinteze o sušnom stresu bila manje izražena nego kod ostalih populacija.

Günthard-Goerg i dr. (2012) su istraživali anatomske prilagodbe lišća na sušni stres. Utvrdili su da je hrast medunac, koji ima kserofilne značajke lista (manja površina, više klorofila, više C/N te veću dlakavost lista) puno slabije odgovara na sušni tretman za razliku od kitnjaka i lužnjaka koji nisu toliko dlakavi te imaju veću lisnu površinu.

Promatrajući tablicu 2. možemo vidjeti da je najmanja količina oborina u vegetacijskom razdoblju prisutna u estonskoj populaciji te da tamo šume hrasta lužnjaka rastu na poroznim vapnencima, za vodu propusnim i suhim tlama, sa jako dubokom podzemnom

vodom. Mađarska populacija također raste na suhim i propusnim tlima te ima relativno malu količinu oborina između istraživanih populacija što nam i govori činjenica da je po izmjerenom sadržaju vode u tlu i vodnom potencijalu odmah iza estonske populacije. Promatrajući klimatska obilježja poljske populacije vidimo da one rastu na teškim, glejnim tlima, zasićenim stajaćom vodom te promatrajući hrvatsku populaciju u tablici 2 vidimo da ima najveću količinu oborina u vegetacijskom razdoblju između svih promatranih populacija te raste u nizinama pod utjecajem podzemne vode. Po izmjerenom sadržaju vlage tla i vodnog potencijala vidimo da poljsku populaciju koja ima najniže izmjerene vrijednosti na zadnji dan sušnog tretmana (21.7.) odmah prati hrvatska populacija dok su vrijednosti izmjenog sadržaja vlage i vodnog potencijala kod populacije u Litvi na sredini, te promatrajući tablicu 2. vidimo da one rastu na jako vlažnim, vodom zasićenim tlima ali su pod utjecajem male količine oborina kao i estonske populacije budući da su po geografskoj širini najsjevernije. Talijanska populacija koja raste u nizinama na tlima pod utjecajem podzemnih voda, i po količini oborina u vegetacijskom razdoblju je odmah nakon hrvatske populacije, se nalazi po sadržaju vlage u tlu i vodnom potencijalu između mađarske i litvanske populacije (slika 12.).

Uzevši u obzir rezultate i zaključke istraživanja Jensen i Hansen (2010) , Spieß i dr. (2012) i Günthard-Goerg i dr. (2012), te činjenicu da estonska populacija raste na poroznim vapnencima, na sjeveru gdje su ekstremni hladni i suhi klimatski uvjeti i kratko vegetacijsko razdoblje, da ima najmanju količinu oborina od svih istraživanih populacija, te najviše razine izmjenog sadržaja vlage u tlu i vodnog potencijala na vrhuncu sušnog stresa, možemo pretpostaviti da se ta populacija kroz povijest evolucijski prilagodila anatomskim i fiziološkim značajkama na hladnoću i sušu, i da ima manje zahtjeve za vodom od ostalih promatranih populacija. Prema izmjerenom vodnom potencijalu i sadržaju vode u tlu, odmah ju slijede mađarska populacija, zatim talijanska i litvanska. Također možemo pretpostaviti da poljska i hrvatska populacija, kod kojih je izmjeren najmanji sadržaj vlage u tlu i vodni potencijal na vrhuncu sušnog stresa, te koje rastu u klimatskim uvjetima sa velikim režimom vlaženja, imaju najveći vegetativni prirast i najveću lisnu površinu što bi trebalo utvrditi istraživanjem morfoloških značajki listova između istraživanih populacija.

Ovim istraživanjem potvrđeno je kako definitivno postoji diferencijacija europskih populacija hrasta lužnjaka s obzirom na različiti režim vlaženja, tj. smanjenu količinu vode. Neke populacije, poput estonske i mađarske, bolje gospodare vodom pod pretpostavkom da su se evolucijski kroz povijest bolje prilagodile morfološkim (deblja kutikula, manja lisna

površina, veća žila srčanica itd.) i fiziološkim (osmotska prilagodba, zatvaranje puči, fotorespiracija, veća sinteza šećera itd.) značajkama na smanjenu vlažnost staništa.

Iako se radi o istoj vrsti, uzimajući u obzir razlike koje su se pojavile između populacija te njihovim različitim prilagodbama na sušu, možemo zaključiti kako je proces specijacije u tijeku te da će u budućnosti doći do razdvajanja vrste kao što je slučaj kod hrasta lužnjaka, kitnjaka i medunca. Hrast medunac raste na termofilnim staništima te ima dlakave listove manje površine od kitnjaka i lužnjaka. Hrast kitnjak ima najdužu peteljku te po nadmorskoj visini raste iznad lužnjaka, dok lužnjak raste u nizinama i ima veću površinu listova od kitnjaka i medunca (Arend i dr. 2012).

Pridodamo li tome razlike u okolišnim čimbenicima u kojima istraživane populacije rastu (tablica 2), pretpostavka je da će s vremenom doći do razdvajanja s obzirom na geografsku širinu, i to na sjevernu i južnu vrstu, kao što se dogodilo s hrastom kitnjakom i lužnjakom s obzirom na nadmorsku visinu. Ali to i dalje nije moguće, sve dok se ne pojavi morfološka razlika između populacija, budući da za međusobno razlikovanje pojedinih vrsta i nižih taksona roda *Quercus* L. u prvom redu služe morfolologija lista i ploda (Franjić 1996).

5. ZAKLJUČAK

Na temelju dosadašnjih literaturnih podataka i prikazanih rezultata izvedeni su sljedeći zaključci:

1. Taksonomija roda *Quercus* L. je vrlo složena te se uglavnom temelji na istraživanju morfoloških značajka listova i plodova.
2. Nakon zadnjeg ledenog doba, voda kao ekološki čimbenik, režim vlaženja tj. vlažnost staništa se pokazala kao osnova za specijaciju vrsta roda *Quercus* L. u Europi.
4. Utvrđena je diferencijacija između europskih populacija hrasta lužnjaka s obzirom na otpornost na sušu, te specijacija unutar roda *Quercus* L. još uvijek traje.
5. Na temelju izmjerene sadržaja vode u tlu i vodnog potencijala, estonska provenijencija je pokazala najveću otpornost prema nedostatku vode, dok su poljska i hrvatska provenijencija najosjetljivije na sušni stres.
6. Hrast lužnjak, kao i ostali hrastovi ima vrlo dobre anatomske i fiziološke mehanizme protiv suše.
7. Za preciznije rezultate, potrebno je napraviti mjerenja više parametara kao što su stupanj fotosintetske aktivnosti, visinski prirast, debljinski prirast, indeks lisne površine, duljina žile srčanice, masa nadzemnog i podzemnog vegetativnog dijela biljke te ih staviti u korelaciju sa vodnim potencijalom i sadržajem vode u tlu.
9. Rezultati ovakvih istraživanja su od velike koristi svim stručnjacima koji se bave svim aspektima integrirane zaštite šuma, bile one gospodarskog, ekološkog ili socijalnog karaktera.

6. LITERATURA

1. Arend, M., Sever, K., Pflug, E., Gessler, A., Schaub, M. (2016): Seasonal photosynthetic response of European beech to severe summer drought: Limitation, recovery and post-drought stimulation. *Agr. Forest. Meteorol.*, 220 (2016): 83–89.
2. Arend, M., Brem, A., Kuster, T.M., Günthardt-Goerg, M., S. (2012): Seasonal photosynthetic responses of European oaks to drought and elevated daytime temperature. *Plant biology* DOI: 10.1111/j.1438-8677.2012.00625.x
3. Ballian, D., Memšević Hodžić, M. (2016): Varijabilnost hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.) u Bosni i Hercegovini. Udruženje inženjera i tehničara šumarstva Federacije Bosne i Hercegovine (UŠIT FBiH), Sarajevo
4. Bogdan, S., Kajba, D., Katičić-Trupčević, I. (2004): Genetic Variation in Growth Traits in a *Quercus robur* L. Open. Pollinated Progeny Test of the Slavonian Provenance. *Silvae Genetica* 53, 5-6
5. Cestarić, D., Škvorc, Ž., Franjić, J., Sever, K., Krstonošić, D. (2016): Forest plant community changes in the Spačva lowland area (E Croatia). *Plant Biosystems* DOI: 10.1080/11263504.2016.1179699.
6. Denffer, D., Ziegler, H. (1991): Botanika, morfologija i fiziologija. Udžbenik botanike za visoke škole, 3. izdanje. Školska knjiga. Zagreb
7. Eaton, E., Caudullo, G., Oliveira, S., de Rigo, D. (2016): *Quercus robur* and *Quercus petraea* in Europe: distribution, habitat, usage and threats. In: San-Miguel-Ayán, J., de Rigo, D., Caudullo, G., Houston Durrant, T., Mauri, A. (Eds.), *European Atlas of Forest Tree Species*. Publ. Off. EU, Luxembourg, pp. e01c6df+
8. Franjić, J. (1993): Veličina žira kao pokazatelj individualne varijabilnosti hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.). *Glas. šum. pokuse posebno izdanje* 4: 195-206.
9. Franjić, J. (1996): Morfometrijska analiza varijabilnosti lista posavskih i podravskih populacija hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L., *Fagaceae*) u Hrvatskoj. *Glas. šum. pokuse* 33: 153-214.
10. Franjić, J., Škvorc, Ž. (2010): Šumsko drveće i grmlje Hrvatske. Sveučilište u Zagrebu. Šumarski fakultet. Zagreb
11. Günthardt-Goerg, M., S., Kuster, T., M., Arend, M., Vollenweider, P. (2012): Foliage response of young central European oaks to air warming, drought and soil type. *Plant biology* 15: 185-197

12. Horvat, I., Glavač, V., Ellenberg, H. (1974): Vegetation Südosteuropas. G. Fischer, Stuttgart. 768 pp.
13. Idžojić, M. (2005): Listopadno drveće i grmlje u zimskom razdoblju. Sveučilište u 11. Zagrebu. Šumarski fakultet. Zagreb
14. Idžojić, M. (2009): Dendrologija -List. Sveučilište u Zagrebu. Šumarski fakultet. Zagreb
15. Idžojić, M. (2013): Dendrologija - Cvijet, Plod, Češer, Sjeme. Sveučilište u Zagrebu. Šumarski fakultet. Zagreb
16. Jensen, J. S., Hansen., J. K. (2010): Genetic variation in response to different soil water treatments in *Quercus robur* L. Scandinavian Journal of Forest Research 25: 400-411
17. Jovanović, B., Vukićević, E. (1983): Šumarska enciklopedija, Svezak 2, Jugoslavenski leksikografski zavod. Zagreb 74-75
18. Kajba, D., Ballian, D. (2007): Šumarska genetika. Šumarski fakultet Sveučilišta u Zagrebu, Šumarski fakultet Univerziteta u Sarajevu. Zagreb, Sarajevo
19. Klepac, D. (2002): Hrast lužnjak (*Quercus robur* L.) - Spoznaje. Šumarski list 126(7-8): 359-360
20. Kuster, T., M., Arend, M., Bleuer, P., Günthard-Goerg, M., S., Schulin, R. (2011): Water regime and growth of young oaks stands subjected to air-warming and drought on two different forest soils in a model ecosystem experiment. Plant biology 15: 138-147.
21. Lambers, H., Chapin III, F. S., Pons, T. L. (2008): Plant Physiological Ecology, 2. izd. Springer.
22. Manos, P., S., Doyle, J., J., Nixon, K., C. (1999.): Phylogeny, Biogeography, and Processes of Molecular Differentiation in *Quercus* Subgenus *Quercus* (Fagaceae). Molecular Phylogenetics and Evolution 12(3): 333-349
23. Nikolić, T. (2013): Sistematska botanika – raznolikost i evolucija biljnog svijeta. Alfa. Zagreb
24. Nixon, K. C. (2006): Global and Neotropical Distribution and Diversity of Oak (genus *Quercus*) and oak Forests. Ecological Studies, 185: 3-13.
25. Pevalek-Kozlina, B. (2003): Fiziologija bilja. Profil International. Zagreb
26. Prpić, B. (1987): Ekološka i šumsko-uzgojna problematika šuma hrasta lužnjaka u Jugoslaviji. Šumarski list 111(1-2): 41-52.

27. Prpić, B. (1974): Ekološki aspekt sušenja hrastovih sastojina u nizinskim šumama Hrvatske. Šumarski list 98(7-9): 285-290.
28. Rauš, Đ., Vukelić, J. (1994): *Silvae Nostrae Croatiae*. Ministarstvo poljoprivrede i šumarstva Republike Hrvatske. Zagreb
29. Sever, K. (2012): Utjecaj ekofizioloških čimbenika na razvoj rasplodnih organa hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.). Doktorski rad. Sveučilište u Zagrebu. Šumarski fakultet. Zagreb
30. Sever K., D. Krstonošić, I. Katičić Bogdan, M. Temunović, Ž. Škvorc, S. Bogdan, J. Franjić (2016): Influence of geographical gradient on photosynthesis and vegetative growth of Pedunculate oak (*Quercus robur* L.) in Europe under drought stress. 25th Meeting of European Vegetation Survey. Book of Abstracts Posters. Roma (Italy), 06. – 09. April 2016. p. 93.
31. Spaić, I. (1974): O sušenju hrastika. Šumarski list 98(7-9): 273-282
32. Spieß, N., Oufir, M., Matušíková, I., Stierschneider, M., Kopecky, D., Homolka, A., Burg, K., Fluch, S., Hausman, J., Wilhelm, E. (2012): Ecophysiological and transcriptomic responses of oak (*Quercus robur*) to long-term drought exposure and rewatering. *Environmental and Experimental Botany* 77: 117-126
33. Šegota, T., Filipčić, A. (2003): Köppenova podjela klima i hrvatsko nazivlje. *Geoadria* 8: 17-37.
34. Takhtajan, A. (1997): *Diversity and Classification of Flowering Plants*. Columbia University Press. New York
35. Trinajstić, I. (1987): Taksonomska problematika hrasta lužnjaka – *Quercus robur* L. u flori Jugoslavije. *Glas. šum. Pokuse* 24: 101-116.
36. Trinajstić, I. (1996): Taksonomska problematika hrasta lužnjaka u Hrvatskoj. U: Klepac, D. (ur.): *Hrast lužnjak u Hrvatskoj*. HAZU, Vinkovci, Zagreb, str. 96-101.
37. Trinajstić, I., Krstinić, A. (1993): Varijabilnost hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.). *Glas. šum. pokuse posebno izdanje* 4: 185-194.
38. Vidaković, M., Franjić, J. (2004): *Golosjemenjače*. Šumarski fakultet Sveučilišta u Zagrebu. Zagreb
39. Vukelić, J. (2012): *Šumska vegetacija Hrvatske*. Sveučilište u Zagrebu. Šumarski fakultet. Zagreb
40. www.deeproot.co.uk
41. www.wyreforest.net